Lane Medical Library

Aus dem anatomisch-biologischen Institut der Universität Berlin

Das Schicksal des mit Radium bestrahlten Sperma-chromatins im Seeigelei

Eine experimentell-cytologische Untersuchung

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

in der

medizinischen Fakultät

der

Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

von

GÜNTHER HERTWIG

approb. Arzt aus Berlin

Promoviert am 10. Juli 1912

Sonder-Abdruck

aus dem

Archiv für mikroskopische Anatomie

Bd. 79, Abt. II (für Zeugungs- und Vererbungslehre)

Verlag von Friedrich Cohen in Bonn

1912

Aus dem anatomisch-biologischen Institut der Universität Berlin

Das Schicksal des mit Radium bestrahlten Sperma-chromatins im Seeigelei

Eine experimentell-cytologische Untersuchung

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

in der

medizinischen Fakultät

der

Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

von

GÜNTHER HERTWIG

approb. Arzt aus Berlin

Promoviert am 10. Juli 1912

Sonder-Abdruck

aus dem

Archiv für mikroskopische Anatomie

Bd. 79, Abt. II (für Zeugungs- und Vererbungslehre)

Verlag von Friedrich Cohen in Bonn

1912

Gedruckt mit Genehmigung der Medizinischen Fakultät
der Universität Berlin.

Referent: Professor Dr. **Waldeyer.**

Aus dem anatomisch-biologischen Institut zu Berlin.

Das Schicksal des mit Radium bestrahlten Spermachromatins im Seeigelei.

Eine experimentell-cytologische Untersuchung.

Von

Günther Hertwig.

Hierzu Tafel X—XII und 9 Textfiguren.

Inhalt:

Seite

1. Einleitung 201
2. Übersicht über die Ergebnisse, die bisher durch Radiumbestrahlung tierischer Keimzellen gewonnen wurden 203
3. Material und Untersuchungsmethoden 206
4. Erste Gruppe der Versuche: Das Verhalten des Radiumchromatins in den normal zweigeteilten Eiern 207
5. Zweite Gruppe der Versuche: Das Verhalten des Radiumchromatins in den Eiern, die die Erscheinungen der Knospenfurchung zeigten 215
6. Zusammenfassung der Ergebnisse: Der Kern als Überträger der Radiumschädigung. Die Vermehrungsunfähigkeit des intensiv bestrahlten Spermachromatins 227
7. Vergleich der Ergebnisse der Radiumexperimente mit den Arbeiten von Herbst, Boveri und Teichmann und den Bastardierungsversuchen von Kupelwieser, Baltzer, Born usw. 230

1. Einleitung.

Wer die biologische Literatur des letzten Jahrzehntes überblickt, der wird sich leicht überzeugen können, dass unter den Forschungsmethoden, deren sich der Biologe bedient, augenblicklich das Experiment eine besonders bevorzugte Stellung einnimmt. Und mit Recht; denn es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die experimentelle Behandlung biologischer Probleme uns manchen neuen Einblick in die Lebensvorgänge gewährt und unser Wissen in jeder Hinsicht bereichert hat.

Aber hiesse es nicht die Bedeutung des Experimentes für die Biologie überschätzen, wenn wir von ihm allein allen künftigen Fortschritt erwarteten? Nie wird das Experiment in der Hand

des Biologen mehr als ein Hilfsmittel zur Erforschung des Lebensproblems sein, das sich zu den altbewährten Forschungsmethoden der exakten Beobachtung, wie es namentlich die morphologischen Wissenschaften ausgebildet haben, hinzugesellt.

So ist denn auch gerade neuerdings das Bedürfnis immer reger geworden, die Vorgänge, die unter den bestimmten Bedingungen des jeweiligen Experimentes auftreten, mit Hilfe des Mikroskopes bis in die feinsten Einzelheiten zu verfolgen. Es kann schon jetzt keinem Zweifel unterliegen, dass diese Verbindung experimenteller und cytologischer Forschung für die Biologie von hoher Bedeutung ist. Erst die feinere mikroskopische Analyse der experimentellen Ergebnisse hat in so manchen Fällen die Entscheidung über wichtige Fragen gebracht.

Hier nur zwei Beispiele:

Loeb gelang es, Seeigeleier durch Molluskensamen zur Entwicklung anzuregen. Er beobachtete die Entstehung von Larven mit rein mütterlichen Charakteren. Da er annahm, dass in diesem Fall tatsächlich eine Befruchtung des Seeigeleies durch den Molluskensamen stattgefunden habe, so schloss er aus der Tatsache, dass das angebliche Bastardprodukt keine väterlichen Eigenschaften bis zum Gastrulastadium erkennen liess, dass der Samenfaden auf den Ablauf der ersten Entwicklungsprozesse keinen Einfluss habe, dass vielmehr allein das Ei mit seinem Protoplasma hierfür bestimmend sei. Erst die cytologische Untersuchung Kupelwiesers zeigte, dass die Annahme Loebs, es handele sich in seinen Versuchen um tatsächliche Entstehung von Bastardlarven, irrtümlich war. Kupelwieser wies nämlich nach, dass der Molluskenspermakern gar nicht mit dem Seeigeleikern verschmilzt, sondern in dem artfremden Plasma zugrunde geht. „Es handelt sich also in den Versuchen von Loeb gar nicht um einen Fall von heterogener Kreuzung, sondern um eine eigentümliche Form von künstlicher Parthenogenese.“ (O. Hertwig.)

Als zweites Beispiel führe ich die Frage nach der Natur der von Winkler experimentell erzeugten angeblichen Pfropfbastarde an. Wie Winkler durch cytologische Untersuchung der Chromosomenzahl in den somatischeu Zellen zeigen konnte, ist Solanum tubigense nicht durch Verschmelzung zweier somatischer Zellen der zur Pfropfung benutzten Stammformen zu einer neuen einheitlichen Mischanlage entstanden. Vielmehr handelt

es sich bei den Winklerschen Versuchen nur um eine durch eine eigentümliche Gewebsvereinigung entstandene „Hyper- oder Periklinalchimäre". Dasselbe ist bei den angeblichen Pfropfbastarden Cytisus Adami und Crataego mespilus der Fall, wie Strasburger und Baur ebenfalls durch cytologische Untersuchungen nachweisen konnten.

Je unentbehrlicher aber zur richtigen Verwertung der experimentellen Ergebnisse die cytologische Forschung sich erweist, um so mehr erwächst dem Experimentator die Pflicht, seine Schlüsse nicht nur auf die gröberen, makroskopisch sichtbaren Resultate seiner Experimente hin zu ziehen, sondern zu versuchen, sie durch cytologische Beobachtung zu stützen. So habe ich es auch für notwendig gehalten, bei der Kompliziertheit der Resultate, die durch Radiumbestrahlung tierischer Keimzellen gewonnen wurden, eine genaue cytologische Analyse der sich abspielenden Prozesse vorzunehmen. Bevor ich aber zu der Beschreibung der mikroskopischen Beobachtungen übergehe, wird es sich empfehlen, die Hauptergebnisse, die O. Hertwig und ich durch Radiumbestrahlung tierischer Keimzellen erzielt haben, kurz anzuführen.

2. Übersicht über die Ergebnisse, die bisher durch Radiumbestrahlung tierischer Keimzellen gewonnen wurden.

Es wurden von O. Hertwig und mir folgende vier Versuchsreihen an den Geschlechtsprodukten von Rana fusca durchgeführt. Einmal bestrahlten wir Froscheier auf dem Stadium der Zweiteilung mit Radium (A-Serie). In einer zweiten Versuchsanordnung wurden die Samenfäden allein bestrahlt und dann zur Befruchtung normaler Eier verwendet (B-Serie). In der C-Serie dagegen wurden die Eier vor ihrer Befruchtung bestrahlt und dann mit normalem Sperma befruchtet. Endlich wurden in einem vierten Versuch (D-Serie) sowohl Samenfäden als unbefruchtete Eier bestrahlt und mit ihnen die Befruchtung ausgeführt.

Diese so verschieden variierten Experimente führten zu folgenden Ergebnissen:

Durch die B-Serie konnte O. Hertwig zeigen, dass durch den Samenfaden die Radiumschädigung auf das Ei übertragen und das Zeugungsprodukt „radiumkrank" wird. Durch Vergleich der identischen Ergebnisse der B- und C-Serie führte ich sodann

den Nachweis, dass ausschliesslich die Kernsubstanz an der Übertragung der Radiumkrankheit beteiligt ist.

Aus den Resultaten der A- und D-Serie einerseits, der B- und C-Serie andererseits liessen sich nun ferner wichtige Schlüsse auf das Verhalten der radiumgeschädigten Kernsubstanz während der ersten Entwicklungsvorgänge ziehen. Während in der A- und D-Serie die Radiumschädigung proportional der Dauer und Stärke der Radiumbestrahlung anwuchs, so dass die Lebensdauer der radiumkranken Keime sich in einer absteigenden Kurve darstellen liess, ergaben die B- und C-Serie viel kompliziertere Verhältnisse. In beiden Versuchsreihen, wo ja immer nur eine Gamete bestrahlt war, wuchs anfangs auch die Schädigung der Zygote proportional der Intensität der Radiumbestrahlung, nahm aber dann wieder bei noch längerer und stärkerer Radiumeinwirkung, sei es auf den Samen, sei es auf das unbefruchtete Froschei, ab. Diese geringere Radiumschädigung äusserte sich darin, dass nach anfänglichem Sinken die Lebensdauer der Radiumembryonen wieder zunahm, so dass an Stelle einer einfachen absteigenden Kurve eine Kurve mit einem abfallenden und wieder aufsteigenden Schenkel entstand.

Um diese verschiedenen Ergebnisse der A- und D-Serie einerseits, der B- und C-Serie andererseits zu verstehen, muss man berücksichtigen, dass in der A- und D-Serie das gesamte Kernmaterial durch das Radium geschädigt, in der B- und C-Serie dagegen nur die Hälfte des Furchungskernes radiumkrank ist; daher wird in diesen beiden Versuchsreihen der Entwicklungsprozess eine Art Kompromiss zwischen den gesunden und den radiumkranken Kernmassen darstellen. Um die bessere Entwicklungsfähigkeit der Embryonen der B- und C-Serie bei langer Bestrahlung zu erklären, nahmen O. Hertwig und ich an, dass in diesem Fall die Kernsubstanz, sei es die des Samenfadens, sei es die des unbefruchteten Eies, durch die intensive Radiumeinwirkung so geschädigt ist, dass sie mehr oder minder vermehrungsunfähig geworden ist. Durch diese Hypothese wird es erklärlich, warum die Embryonen der B- und C-Serie sich nach einem gewissen Maximum der Schädigung bei noch intensiverer Schädigung einer der beiden Keimzellen wieder besser entwickeln. Denn nun kann, da sich die radiumkranke Komponente an dem Entwicklungsprozess nicht mehr beteiligt, vielmehr bald degene-

riert, die gesunde Kernsubstanz des unbestrahlten Halbkernes wieder besser zur Geltung kommen. Wir kamen also auf Grund unserer Frosch-Experimente zu dem Schluss, dass in den extremen Fällen langer Radiumbestrahlung die Entwicklung in der B-Serie eine vorzugsweise parthenogenetische, in der C-Serie eine androgenetische ist.

Für die Richtigkeit unserer Erklärung der Ergebnisse der B- und C-Serie konnten wir einmal anführen, dass, wie Bataillon gezeigt hat, eine Parthenogenese auch beim Frosch möglich ist. Zweitens ergaben die Untersuchungen von Paula Hertwig am Ei von Ascaris megalocephala, dass die Radiumbestrahlung ohne die Erscheinung der Latenz zu Störungen in der Chromosomenausbildung führt, und dass bei besonders starker Radiumeinwirkung die Kerne unfähig zur Teilung werden und unter den Erscheinungen der Chromatorhexis zugrunde gehen.

Eine ernste Schwierigkeit erwuchs aber unserer Hypothese von der Ausschaltung der intensiv bestrahlten Kernsubstanz aus dem Entwicklungsprozess durch den Ausfall entsprechender Versuche beim Seeigel. Wie O. Hertwig festgestellt hat, gelingt es hier nicht, entsprechende Ergebnisse wie in der B- und C-Serie durch intensive Radiumbestrahlung zu erzielen.

Bei Seeigeleiern, die mit lange bestrahltem Samen befruchtet werden, ergibt sich keine normalere Entwicklung als bei Eiern, die mit kurz bestrahltem Sperma befruchtet worden sind. Im Gegenteil; hier wächst eher die Schädigung mit der Dauer der Bestrahlung. Das zeigt sich besonders an Eiern, die mit 12 bis 15 Stunden lang bestrahltem Samen befruchtet sind, am Verlauf der ersten Teilung. Sie wird anormal, ja weist sogar die Erscheinungen der Knospenfurchung (O. Hertwig) auf.

Nun ist es, wie wohl jeder zugeben wird, ganz unmöglich, anzunehmen, dass beim Frosch 12stündige Radiumbestrahlung den Samenkern teilungsunfähig macht, beim Seeigel dagegen selbst 15stündige Radiumeinwirkung nicht zur Vermehrungsunfähigkeit des Spermakernes führt. Wenn daher unsere Hypothese zu Recht bestehen soll, so muss gefordert werden, dass entweder beim Frosch cytologische Untersuchungen den Nachweis der Ausschaltung des Radiumchromatins von der Entwicklung ergeben, oder dass beim Seeigel gezeigt wird, dass das Spermachromatin durch lange Radiumbestrahlung vermehrungsunfähig geworden ist.

In der folgenden cytologischen Untersuchung soll nun das Verhalten des väterlichen, radiumbestrahlten Chromatins beim Seeigelei während der ersten Entwicklungsprozesse verfolgt und der Nachweis geführt werden, dass entsprechend den bis jetzt nur hypothetisch erschlossenen Vorgängen beim Frosch, sich tatsächlich eine Vermehrungsunfähigkeit des intensiv bestrahlten Spermachromatins auch beim Seeigel ergibt. Zugleich werden wir, worauf ja schon die Knospenfurchung schliessen lässt, einer Fülle von pathologischen Kernen und Kernteilungsfiguren begegnen. Am Schluss soll dann noch auf die Ursachen des verschiedenen Ausfalles der Experimente der B-Serie beim Frosch und Seeigel eingegangen und die beim Seeigel gewonnenen Resultate mit ähnlichen, wenn auch auf anderem Wege von Boveri, Teichmann, Herbst und Kupelwieser erzielten Ergebnissen verglichen werden.

3. Material und Untersuchungsmethoden.

In den Sommern 1910 und 1911 wurde eine Anzahl von Versuchen an den Geschlechtsprodukten von Parechinus miliaris, den ich aus Norderney bezog, in Berlin vorgenommen. An Radiumpräparaten standen mir die ebenfalls von O. Hertwig benutzten zur Verfügung: Radium I = 7,4 mg, Radium II = 5,3 mg, Radium III = 2,0 mg reines Radiumbromid. Ferner benutzte ich noch ein Mesothoriumpräparat, das an Stärke 55 mg reinem Radiumbromid entsprach. Die Samenfäden wurden in der von O. Hertwig genauer beschriebenen Art den Radiumstrahlen ausgesetzt und mit ihnen dann normale Eier befruchtet. Zu jedem Versuch wurde gleichzeitig ein Kontrollversuch mit unbestrahltem Samen angestellt.

Durch portionenweises Konservieren der Eier in bestimmten Zeitabständen erhielt ich ein ziemlich lückenloses Material für die cytologische Untersuchung. Die Fixierung erfolgte in Pikrinessigsäure oder auch in Pikrinessigsublimat. Von dem in Paraffin eingebetteten Eimaterial wurden Schnittserien angefertigt. Die Schnittdicke betrug meist 10 μ, manchmal auch 15 μ. Zur Färbung der Schnitte benutzte ich meist das Heidenhainsche Hämatoxylin mit Differenzieren in Eisenalaun, vereinzelt auch Böhmersches Hämatoxylin und Boraxkarmin, sowie das Biondigemisch.

Ich konnte die Ergebnisse O. Hertwigs (1910) durchaus bestätigen und beobachtete in mehreren Versuchen bei 12- bis 24stündiger Samenbestrahlung, dass von den mit diesem Sperma befruchteten Seeigeleiern ein grosser Teil sich überhaupt nicht normal teilte, sondern nach 2—3stündigem Verharren in ungeteiltem Zustand die Erscheinungen der Knospenfurchung zeigte. In anderen Versuchen dagegen, so einmal bei 12stündiger, ein andermal bei 24stündiger Radiumbestrahlung mit einem gleich starken Präparat wie in den erstgenannten Versuchen, ferner bei 12- bis 15stündiger Mesothoriumeinwirkung, war der Prozentsatz der normal zweigeteilten Eier ein weit grösserer, und nur vereinzelte Eier zeigten die Knospenfurchung. Da die cytologischen Ergebnisse dieser Versuche, wie sich ja schon aus der äusseren Beobachtung schliessen lässt, leichter erklärbar sind, möchte ich mit ihrer Beschreibung beginnen, um dann in einem zweiten Teil die Erscheinung der Knospenfurchung und die ihr zugrunde liegenden Kernverhältnisse auf Grund von Schnittbildern zu besprechen.

4. Erste Gruppe der Versuche: Das Verhalten des mit Radium bestrahlten Spermachromatins in den normal zweigeteilten Eiern.

Im Sommer 1911 wurden mehrere Versuchsreihen mit Mesothoriumbestrahlung der Samenfäden des Seeigels angestellt. Das Mesothoriumpräparat hatte eine Stärke von 55 mg reinem Radiumbromid. In zwei Versuchen wurden die Spermatozoen in der von O. Hertwig (1910) näher beschriebenen Weise 12 Stunden lang bestrahlt, in einem weiteren Versuch 15 Stunden den Mesothoriumstrahlen ausgesetzt. Schliesslich wurden in einem vierten Versuch die Samenfäden 12 Stunden lang mit dem Radiumpräparat II = 5,3 mg reines Radiumbromid bestrahlt. Da die Ergebnisse aller dieser Versuche nahezu identische sind, so möchte ich nur einen von ihnen, der mir das meiste Material für die cytologische Untersuchung geliefert hat, hier näher beschreiben.

Vom 20. Juli 9 Uhr abends bis zum 21. Juli 9 Uhr früh wurde ein Tropfen Samenflüssigkeit von Parechinus miliaris in einem hohlen Objektträger mit Mesothorium bestrahlt und dann zur Befruchtung verwandt. Zum Kontrollversuch, der in keinem Fall unterlassen wurde, benutzte ich Samen desselben Männchens,

der 12 Stunden in der feuchten Kammer konserviert war. Das Eimaterial wurde einem frisch getöteten Tiere entnommen.

Der bestrahlte Samen liess keine Unterschiede von dem unbestrahlten unter dem Mikroskop erkennen. Bei Zusatz von Meerwasser zu der konzentrierten Samenflüssigkeit bewegten sich die bestrahlten Spermatozoen ebenso lebhaft wie die unbestrahlten; demzufolge verlief auch das Eindringen des Samenfadens in das Ei und das Abheben der Dotterhaut in beiden Fällen gleich. Die ersten am lebenden Objekt sichtbaren Unterschiede zwischen den Kontroll- und den Radiumeiern zeigten sich erst bei der Zweiteilung. Denn während diese bei der hohen Sommertemperatur schon nach 50 Minuten bei den Kontrolleiern eintrat, begann bei den Eiern, die mit Radiumsamen befruchtet waren, die Teilung erst nach 1 Stunde bei einer geringen Anzahl. Erst $1^1/_4$ Stunde nach der Befruchtung, während bei der Kontrolle schon alle Eier in vier Blastomeren sich geteilt hatten, waren in dem Radiummaterial etwa 60 % der Eier zweigeteilt; auch fiel auf, dass die Teilhälften manchmal verschieden gross waren: vereinzelt war die erste Teilungsfurche auch nur bis zur Hälfte oder noch weniger tief eingeschnitten.

Nach einer weiteren halben Stunde, während bei dem Kontrollmaterial die Achtteilung sich vollzogen hatte, war die überwiegende Mehrzahl aller befruchteten Eier zweigeteilt; nur einige wenige, die eine Dotterhaut gebildet hatten, also befruchtet waren, blieben noch ungeteilt. Diese Eier zeigten dann später die Erscheinung der Knospenfurchung, auf die wir jedoch in diesem Abschnitt nicht näher eingehen wollen. Bei etwa 10 %, wohl entsprechend den zuerst geteilten Eiern, war die Vierteilung eingetreten; bei anderen 10 % hatte sich nur eine der beiden primären Blastomeren geteilt, die andere war ungeteilt geblieben, so dass dreigeteilte Eier entstanden, die aber schon durch die verschiedene Grösse ihrer Zellen von den durch Polyspermie entstandenen „Simultandreiern" Boveris sich deutlich unterschieden. Da diese dreigeteilten Radiumeier für unsere spätere Betrachtung besonders wichtig sind, so sei ihre weitere Entwicklung hier gleich noch näher beschrieben. Aus ihnen entstanden später fünf- und sechsgeteilte Eier, indem sich die beiden kleineren Blastomeren noch einmal teilten, die grosse, von der Zweiteilung herrührende Blastomere dagegen entweder ungeteilt blieb oder

sich auch teilte. Oft war die Teilung dieser grossen Blastomere auch unregelmässig, indem die Teilebene nur träge oder auch nur bis zur Hälfte durchschnitt. Auf späteren Entwicklungsstadien wurde die verschiedene Teilfähigkeit der von den beiden ersten Blastomeren abstammenden Zellen oft noch deutlicher; so konnte man Blastulae sehen, deren Wand zur Hälfte aus grossen, zur anderen Hälfte aus kleinen Zellen bestand. Durchschnitte von solchen Blastulae sind in den Textfiguren 1 und 2 (Seite 215) abgebildet. Aus manchen derartigen, zuerst dreigeteilten Eiern sah man auch eine Art Zwillingsbildung sich entwickeln, indem die eine Hälfte eine kleinzellige Morula bildete, die andere dagegen erst vier-, zwei-, oder auch noch ungeteilt war. Manchmal zeigte sich auch an der ungeteilt gebliebenen ersten Teilhälfte die Erscheinung der Knospenfurchung.

Alle diese soeben beschriebenen Vorgänge sprachen dafür, dass die eine der beiden ersten Blastomeren durch die radiumbestrahlte Substanz des Samenfadens mehr geschädigt war als die andere, die sich rascher und normaler teilte. Die cytologische Untersuchung, die wir nachher besprechen wollen, gibt eine einfache Erklärung für diese auffällige Erscheinung.

Wenn wir von der Beschreibung dieses interessanten Spezialfalles zu der Besprechung der übrigen radiumkranken Eier zurückkehren, so ist das Bild, das sich uns drei Stunden nach der Befruchtung darbietet, im Vergleich zu dem normalen ein durchaus pathologisches zu nennen. Denn einmal liess sich ein deutliches Zurückbleiben in der Teilungsgeschwindigkeit konstatieren (64-Teilung bei der Kontrolle, höchstens 16-Teilung bei den Radiumeiern). Andererseits wuchs die Differenz zwischen den einzelnen Entwicklungsstadien der Eier desselben Versuches immer mehr an, so dass acht-, vier- und zweigeteilte, sowie die vorhin schon besprochenen, fünf- und sechsgeteilten Eier sich neben normal sechzehngeteilten fanden. Diese ungleichmässige Entwicklung verstärkte sich noch mehr, so dass $4^1/_2$ Stunden nach der Befruchtung in dem Radiummaterial kleinzellige Blastulae, mehr oder minder grobgefurchte Morulastadien, auch erst viergeteilte Eier, dann die erwähnten Zwillingsbildungen zu beobachten waren.

Um 6 Uhr abends, also 9 Stunden nach der Befruchtung, waren die Kontrolleier zu lebhaft flottierenden Blastulae entwickelt. In dem Radiumversuch dagegen waren etwa 20 % helle, aber

noch nicht schwimmende Blastulae, daneben aber viele Stereoblastulae, Morulae und auch schon zum Zerfall neigende, unregelmässig gestaltete Zellhaufen von locker aneinander liegenden, verschieden grossen Zellen zu konstatieren.

Am nächsten Morgen war das gesamte Radiummaterial bis auf vereinzelte träge herumschwimmende Stereoblastulae zerfallen. In der Kontrollzucht dagegen hatten sich zahlreiche normale Gastrulae entwickelt, die sich im Verlauf von weiteren 24 Stunden in schöne Plutei mit Kalkstäben umwandelten.

Wenden wir uns nunmehr zur Schilderung der cytologischen Befunde. Wir beginnen mit Stadien, wie wir sie im Eimaterial vorfanden, das 55 Minuten nach der Befruchtung mit Samen fixiert war, der 12 Stunden lang mit Mesothorium bestrahlt wurde. Um diese Zeit waren die Kontrolleier fast alle zweigeteilt. Wie bei allen Entwicklungsprozessen, die von dem normalen abweichen, bei der künstlichen Parthenogenese Loebs und den Bastardierungsexperimenten von Herbst und Kupelwieser, waren auch in unseren Radiumversuchen die einzelnen Eier in ihrer Entwicklung verschieden weit vorgeschritten; daher war es möglich, an Eiern, die zu gleicher Zeit nach der Befruchtung konserviert waren, verschiedene Stadien zu beobachten.

In Fig. 1 (Taf. X) sehen wir ein Ei abgebildet, bei dem man deutlich den weiblichen und männlichen Halbkern unterscheiden kann. In dem weiblichen Halbkern, an dessen beiden Enden die Strahlung deutlich entwickelt ist, hat die Bildung der Chromosomen schon begonnen. Der Spermakern, der zu dieser Zeit unter normalen Verhältnissen mit dem Eikern zu dem einheitlichen Furchungskern verschmolzen sein sollte, liegt noch als kompakte, mit Heidenhainschem Hämatoxylin intensiv schwarz gefärbte Masse abseits, mehr der einen Strahlung genähert. Er ist, wie seine Grösse erkennen lässt, seit seinem Eindringen in das Ei wohl etwas aufgequollen, hat aber seine Gestalt, die er als Spermatozoenkopf hatte, noch deutlich beibehalten.

Ein späteres Stadium ist in Fig. 2 und 3 dargestellt. Die Kernmembran des mütterlichen Halbkerns hat sich aufgelöst, die Chromosomen sind ausgebildet und schicken sich zur Teilung an, resp. sind schon halbiert. Nahe der einen Strahlung, aber noch weiter abseits als in Fig. 1, liegt der an seiner Gestalt

deutlich zu erkennende Samenkern. Weitere Folgestadien sind in den Fig. 4 und 5 von zwei weiteren Eiern abgebildet. Die Eikernchromosomen sind nach den beiden Polen auseinandergewichen. Der Spermakern liegt wieder als kompakter Chromatinklumpen im Bereiche der einen Strahlung.

In Fig. 10 ist die Rekonstruktion der beiden Kernbläschen, die aus den Teilhälften des mütterlichen Halbkerns hervorgegangen sind, erfolgt: der Spermakern liegt in der Nachbarschaft des einen Kerns. Fig. 11 schliesslich führt uns ein zweigeteiltes Ei vor. In seiner einen Blastomere liegt ein einzelner Kern, nämlich der haploide Furchungskern, der aus dem mütterlichen Halbkern entstanden ist. In der anderen Blastomere sind dagegen zwei Kerne zu sehen, der andere haploide Furchungskern und von ihm getrennt der Spermakern, der aber mit Heidenhainschem Hämatoxylin nicht einheitlich schwarz gefärbt ist, sondern hellere und dunklere Partien aufweist, ein Zeichen, dass sein Chromatin eine gewisse Auflockerung erfahren hat.

Etwas anders verläuft die Furchung, wenn der Spermakern bei der ersten Mitose in den Bereich der Spindel zu liegen kommt. Solche Bilder sind in den Fig. 6—8 dargestellt. In Fig. 6 liegen in der Äquatorialplatte einmal die mütterlichen Chromosomen, daneben zweitens der Spermakern als kompakte Chromatinmasse. In der Fig. 8 hat der Samenkern, wahrscheinlich durch den Zug der Spindelfasern, eine etwas gestreckte Form angenommen und dabei auch gleichzeitig eine Auflockerung seines Chromatins erfahren. Zugleich sehen wir aber, was besonders wichtig ist, auch ein von der Norm etwas abweichendes Verhalten der mütterlichen Chromosomen. Einmal lassen sie die gewohnte regelmässige Lage zueinander vermissen, und zweitens finden sich neben den regelrecht ausgebildeten Chromosomen auch einzelne Chromatinkörner.

Ein Bild, das wir ohne Schwierigkeit auf das vorhergehende zurückführen können, ist in Fig. 9 dargestellt. Wir sehen hier zwei Kerne, jeder mit einer Strahlung; sie sind wohl ohne Zweifel dadurch entstanden, dass die Chromosomen des mütterlichen Halbkerns nach den beiden Polen der Spindel auseinandergewichen sind und sich wieder zu je einem bläschenförmigen Kern vereinigt haben. Diese beiden Kerne verbindet nun ein Strang von Chromatinbrocken und in der Mitte dieses Stranges liegt ein etwas in die

Länge gezogener kompakterer Chromatinhaufen. Dieser stellt wohl sicher den Spermakern dar; die Chromatinkörnchen sind teilweise aus ihm entstanden, zum Teil sind es aber auch Reste von Eikernchromosomen. Wir hatten ja schon in Fig. 8 neben typischen Eikernchromosomen auch vereinzelte Chromatinkörner, die sicher dem Eikern entstammten, gesehen. Diese sind nun nicht mit den übrigen Chromosomen mitgewandert, sondern mehr in der Mitte der Spindel liegen geblieben, da der Zug der Spindelfasern auf sie nicht wie auf normale Chromosomen eingewirkt hat.

Weitere Stadien, die sich leicht aus den soeben besprochenen erklären, sind aus einem anderen Versuch (ebenfalls 12stündige Mesothoriumbestrahlung des Samens) in den Fig. 13—15 abgebildet. Sie wurden in einem Material beobachtet, das $1^1/_2$ Stunden nach der Befruchtung konserviert wurde. Hier haben sich die beiden allein vom Eikern abstammenden haploiden Kerne zur zweiten Teilung angeschickt, obgleich in den Fig. 14 und 15 noch nicht einmal die erste Furche ausgebildet ist. Wir sehen zwei parallel gestellte Spindeln, in ihrer Mitte befindet sich je ein Haufen Chromosomen oder Chromatinbrocken. Diese beiden Chromatinanhäufungen werden durch einen Strang von kompaktem Chromatin, einzelnen Chromatinkörnern und Chromosomen verbunden. In der Fig. 13 ist dieser Chromatinstrang durch die Furchungsebene zur Seite gedrängt worden, eine Erscheinung, die auch Baltzer bei der Elimination der artfremden Chromosomen beobachtet hatte.

Nach den vorhin besprochenen Fig. 8 und 9 ist es wohl klar, dass dieser Chromatinstrang auch hier zur Hauptsache aus dem radiumbestrahlten Samenkern, zum geringeren Teil aus versprengten Eikernchromosomen besteht. Besonders schön aber ist an den drei Bildern zu sehen, wie stark auch die Eikernchromosomen verändert sind, die doch gar nicht von den Radiumstrahlen getroffen sind. In Fig. 14 sind sie noch relativ am besten erhalten; man sieht dort noch einige wohl ausgebildete Chromosomen. In der Fig. 15 dagegen ist die typische Chromosomenform ganz geschwunden, an ihrer Stelle finden sich nur zahlreiche runde, mehr oder minder grosse Chromatinkörner. Die Schädigung der mütterlichen Chromosomen, die wir schon bei der ersten Teilung (Fig. 8) konstatieren konnten, hat sich bei der zweiten Mitose noch bedeutend gesteigert. Da nun das

Eimaterial, wie die Kontrolleier durch ihre normale Entwicklung deutlich zeigen, ganz normal war, so kann diese Schädigung des mütterlichen Chromatins allein durch den radiumkranken Spermakern hervorgerufen sein, dessen durch die Radiumstrahlung veränderte Chromatinmasse allein durch die nahe Berührung die normale Chromatinsubstanz so tiefgreifend verändert hat. Wir gehen wohl nicht fehl, wenn wir hier eine Art chemischer Giftwirkung annehmen, hervorgerufen durch eine Substanz, die sich im Samenkern unter der Einwirkung der Radiumstrahlen durch Zerfall gewisser Stoffe gebildet hat. Es ist wohl klar, dass aus diesen Eiern, deren gesamtes Chromatin nun derart geschädigt ist, keine normalen Entwicklungsprodukte, sondern nur unregelmässige Zellhaufen und Stereoblastulae entstehen können.

Wie aber verhalten sich die Eier, bei denen, wie uns die Fig. 2—5, 10, 11 gezeigt haben, der Samenkern gar nicht in nähere Berührung mit dem Eikern kommt, sondern von Anfang an abseits im Protoplasma liegen bleibt und bei der Zweiteilung nur der einen Blastomere zugeteilt wird? Wie die normale Ausbildung der mütterlichen Chromosomen gelehrt hat, ist hier durch die räumliche Trennung eine Giftwirkung auf die normalen Eikernchromosomen, wie sie in den anderen Fällen zutage trat, unterblieben. In der einen Furchungszelle befindet sich also ein normaler Kern mit der haploiden Chromosomenzahl, in der anderen Zelle ebenfalls ein haploider Kern mit dem Spermakern. Die erste Zelle ist also zu einer normalen Entwicklung mit ihrem gesunden haploiden Kern wohl imstande, die Entwicklungsfähigkeit der anderen Blastomere wird davon abhängen, ob der Spermakern noch länger von dem gesunden Furchungskern getrennt im Plasma liegen bleiben, oder ob nicht doch eine Annäherung und Verschmelzung der beiden Kerne mit allen ihren verderblichen Folgen eintreten wird.

Ob die erste Alternative, die völlige Ausschaltung des radiumkranken Spermakerns in unserem Material wirklich erfolgt ist, möchte ich nicht mit Sicherheit entscheiden. Dafür würden die Fälle sprechen, wo sich normal aussehende Blastulae mit überall gleich grossen Wandungszellen gebildet haben. Jedoch haben wir nur in einem Versuch (24stündige Radiumbestrahlung mit Radium I) Stereogastrulae und Stereoplutei erhalten, so

dass wohl eine völlige Ausschaltung des Spermakerns von der gesamten Entwicklung nicht anzunehmen ist.

Dagegen haben wir in unserem Material durch die direkte Beobachtung am lebenden Objekt schon genügend Anhaltspunkte für die Verwirklichung der zweiten Alternative gewonnen. Es sind die Eier, bei denen, wie vorhin (S. 209) beschrieben, die eine der beiden ersten Blastomeren sich normal weiterteilte, die andere dagegen eine mehr oder minder bedeutende Hemmung ihrer Teilungsfähigkeit erkennen liess. Für das Anfangsstadium dieses verschiedenen Verhaltens der beiden Blastomeren führe ich die Fig. 12 an. Hier sehen wir in der einen Teilhälfte eine Spindel mit gut erhaltenen Chromosomen; in der anderen Blastomere ist der haploide Furchungskern noch nicht so weit in seiner Entwicklung fortgeschritten, vielmehr noch bläschenförmig. Dicht neben ihm liegt noch ein zweiter Kern, der sich durch seine wandständigen, klumpigen Chromatinbrocken als der radiumgeschädigte Spermakern zu erkennen gibt. Das ganze Bild spricht dafür, dass in diesem Fall der Spermakern mit dem ersten Furchungskern verschmolzen wird. Die weitere Entwicklung wird dann so vor sich gehen, dass die eine Blastomere sich normal weiterteilt; die andere, deren Kern aus der Vereinigung des ersten Furchungskerns mit dem Spermakern entstanden ist, wird sich in ihrer weiteren Entwicklung so verhalten, wie wir es bei den Eiern beobachten, bei denen der radiumkranke Spermakern sofort mit dem Eikern verschmilzt. Wir werden also, wie es noch in dem nächsten Teil unserer Arbeit näher beschrieben werden soll, eine deutliche Verzögerung der Teilung und Knospenfurchung zu erwarten haben.

Dieser Erwartung entspricht denn auch völlig die Beobachtung am lebenden, wie am fixierten Material. Ich führe in den Textfiguren 1 und 2 (Seite 215) zwei Blastulae vor. Jede von ihnen besteht zur Hälfte aus kleinen Zellen mit normalen, teilweise in regelrechter Mitose befindlichen Kernen. Ohne Zweifel sind es Abkömmlinge der ersten Furchungszelle, die nur gesundes, vom Eikern stammendes Kernmaterial erhalten hatte. Ein weiterer Umstand, der für ihre gemeinsame Abstammung von der ersten Blastomere spricht, ist die Erscheinung, dass alle Kerne der einen Hälfte, wie besonders auf Textfig. 2 zu sehen, sich gerade in Mitose befinden. Die andere Hälfte der Blastulawand dagegen

wird durch einige wenige grosse Zellen gebildet, die durch die Riesenkerne ihre Abstammung von radiumkranken Kernsubstanzen nur zu deutlich verraten. (Vergleiche auch ferner die Textfig. 9.)

Auf die theoretische Bedeutung der soeben besprochenen Befunde und auf den Vergleich mit ähnlichen, in der Literatur beschriebenen Fällen von partieller Befruchtung, wie Boveri die

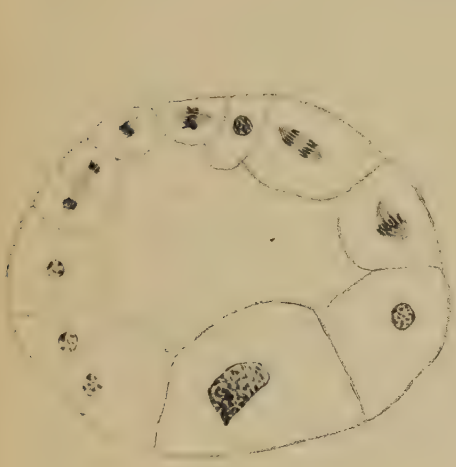

Fig. 1.

Fig. 2.

Zwei Schnitte durch Seeigeleier, 4 1/2 Stunden nach ihrer Befruchtung mit Samen, der 12 Stunden lang mit Mesothorium = 55 mg reines Radiumbromid, bestrahlt wurde. Zeiss' Homog. Immersion 1/12. Tubuslänge 160, Okular 2. Höhe des Objekttisches.

Erscheinung bezeichnet, dass der Spermakern erst mit einem Furchungskern kopuliert, gehe ich noch später ein. Jetzt will ich erst die Vorgänge, die in ihrem Verlauf zur Knospenfurchung führen, näher auf Grund cytologischer Untersuchungen schildern.

5. Zweite Gruppe der Versuche. Das Verhalten des mit Radium bestrahlten Spermachromatins in den Eiern, die die Erscheinungen der Knospenfurchung zeigten.

Die Erscheinung, dass Seeigeleier, die mit 12—16 Stunden lang bestrahltem Samen befruchtet werden, anstatt sich normal in zwei Blastomeren zu furchen, nach langer Verzögerung der ersten Teilung in Knospenfurchung eintreten, habe ich in zwei

Versuchen, die mir für die cytologische Untersuchung das Material lieferten, beobachtet. O. Hertwig hat denselben Vorgang auf Grund von vier verschiedenen Experimenten schon in seiner ersten Arbeit über die Radiumstrahlen (1910) beschrieben. Der Befund am lebenden Objekt sei hier in bezug auf die beiden von mir beobachteten Versuche kurz mitgeteilt.

Am 24. Juli 1910 wurden Seeigeleier um $9^1/_2$ Uhr früh einmal mit Samen, der 15 Stunden mit Radium I, in einem weiteren Versuch mit Samen, der 15 Stunden zwischen den Radiumkapseln II und III bestrahlt worden war, befruchtet. Zur Kontrollbefruchtung diente Samen desselben Männchens, der 15 Stunden in der feuchten Kammer aufbewahrt war. In allen drei Eiportionen erfolgte die Abhebung der Dotterhaut ganz normal. Nach 1 Stunde waren die Kontrolleier normal zweigeteilt, nach einer weiteren Stunde war überall die Achtteilung erfolgt. Um diese Zeit, 2 Stunden nach der Befruchtung, waren von den Radiumeiern nur ganz vereinzelte Eier zweigeteilt, die Mehrzahl war noch ungeteilt und liess bei mikroskopischer Betrachtung im lebenden Zustand noch einen deutlichen, bläschenförmigen, ovalen Kern mit zwei Strahlensystemen an beiden Enden erkennen.

Nach einer weiteren Stunde waren erst wenige Eier viergeteilt, die meisten besassen immer noch einen grossen, bläschenförmigen Kern mit zwei bis vier Strahlungen; bei einzelnen Eiern begann die Knospenfurchung, die im Verlauf der nächsten Stunde (4 Stunden nach der Befruchtung) bei den meisten der bis dahin noch ungeteilten Eier auftrat. Zu dieser Zeit waren die Kontrolleier schon in Morulae umgewandelt. Ich schildere den Vorgang der Knospenfurchung mit den Worten O. Hertwigs: „An verschiedenen Stellen der Oberfläche des Eies schneiden unregelmässige Furchen mehr oder minder tief in den Dotter ein, ohne ihn vollständig zu zerlegen. Das Ei ist daher mit grösseren und kleineren kugligen Vorwölbungen bedeckt, die in ihrem Inneren Strahlensysteme einschliessen, aber nach der Eimitte zu noch untereinander durch breite Substanzbrücken zusammenhängen. Später führt die Knospenfurchung zu einer Zerlegung des Eies in eine Anzahl von Embryonalzellen."

Um 6 Uhr abends, also 9 Stunden nach der Befruchtung, boten die Radiumkulturen folgendes Bild dar: Nur ganz ver-

einzelte Eier waren in der Umwandlung zu Blastulae begriffen, jedoch waren die Zellen der Blastulawand verschieden gross. Die Mehrzahl der Eier hatte sich in unregelmässige Haufen von verschieden grossen, oft nur locker miteinander verbundenen Zellen umgewandelt. Einige dieser Zellhaufen liessen schon den Beginn ihres Zerfalles erkennen, indem sich einzelne Zellen an der Oberfläche ablösten. In der Kontrollzucht waren um diese Zeit schon zahlreiche, flimmernde Blastulae vorhanden.

Am nächsten Tag waren die Kontrolltiere zu Gastrulae entwickelt, aus denen sich bei der Weiterzucht schöne Plutei mit Kalknadeln bildeten. Das Radiummaterial dagegen war in beiden Versuchen zum grossen Teil zerfallen. Zahlreiche grössere und kleinere durchsichtige Zellkugeln bedeckten in Masse den Boden des Zuchtgefässes. Nur ganz vereinzelte Stereoblastulae mit trübem Gallertkern schwammen träge am Boden herum und gingen im Laufe des Tages auch zugrunde.

Die mikroskopische Untersuchung des in Abständen von $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde fixierten Materials ergab auf Schnitten folgende Bilder: Zunächst konnte festgestellt werden, dass alle Eier monosperm befruchtet waren, so dass die Knospenfurchung nicht etwa auf Polyspermie zurückgeführt werden kann. Bei den Radiumeiern zeigte die Untersuchung $^3/_4$ Stunden nach der Befruchtung, dass der Samenkern mit seiner deutlichen Strahlung sich dem Eikern dicht genähert hat (Fig. 16, Taf. XI), ohne jedoch wie bei der Kontrolle schon mit ihm verschmolzen zu sein. Als ersten Unterschied zwischen dem normalen und dem Radiummaterial konstatieren wir also eine deutliche Verzögerung der Verschmelzung der beiden Vorkerne, eine Erscheinung, die wir ja auch, zum Teil noch viel deutlicher, in der im ersten Teil besprochenen Versuchsreihe beobachtet haben.

Bei Eiern, die $^1/_4$ Stunde später fixiert waren, ist die Verschmelzung der beiden Kerne zu einem einheitlichen Kern erfolgt. In den Fig. 17—20 (Taf. XI) können wir noch das Spermachromatin teils als kompakte Masse (Fig. 17 und 18), teils schon aufgelockert (Fig. 19 und 20), aber immer wandständig deutlich von der Masse des Eikerns, in dem das Chromatin schon zu Körnchenreihen angeordnet hervortritt, unterscheiden. Die gleichzeitig fixierten Kontrolleier zeigten schon die normal ausgebildete Spindelfigur mit den in der Äquatorialplatte angeordneten Chromosomen.

Also abweichend von den in der ersten Versuchsreihe besprochenen Experimenten erfolgt hier fast ausnahmslos die Verschmelzung des radiumbestrahlten Spermakerns mit dem Eikern vor der ersten Mitose. Wir werden nicht fehl gehen, wenn wir die Differenzen in den Versuchsergebnissen der beiden Gruppen von Experimenten auf dieses verschiedene Verhalten des Samenkerns zum Eikern zurückführen.

Verfolgen wir nun weiter das Schicksal des aus der Vereinigung der beiden Kerne gebildeten Furchungskerns, so können wir auf Fig. 21 sehen, dass $^1/_4$ Stunde später, zu einer Zeit, wo die Kontrolleier schon zweigeteilt waren, der Furchungskern sich etwas in die Länge gestreckt hat; an seinen beiden Enden sind schwache Strahlungen entwickelt, die Stelle, wo der Spermakern mit dem Eikern verschmolzen war, ist noch daran kenntlich, dass hier eine dichtere Anhäufung von Chromatinfäden sich findet. Ferner sind, unabhängig von dem Spermachromatin, in der Masse des ursprünglichen Eikerns (vgl. auch Fig. 19) drei mit Heidenhainschem Hämatoxylin sich tiefschwarz tingierende, mit Biondilösung sich ebenso wie der gesamte Kern rot färbende Körner aufgetreten, die in ihrem Innern eine Art Vacuole aufweisen.

Bei unseren radiumkranken Eiern wächst nun der Kern, dessen Teilungsfähigkeit durch die radiumgeschädigten väterlichen Chromatinmassen offenbar sehr gelitten hat, zu ganz gewaltigen Dimensionen an und gleichzeitig nimmt die Zahl und die Masse der soeben besprochenen Körnchen, die meist eine periphere Lage einnehmen, stark zu. Ich glaube nach diesem Verhalten, sowie nach ihrem ganzen Aussehen, diese Körnchen als Nukleolen deuten zu dürfen. Beobachtet man doch auch sonst an Kernen, deren Teilungsfähigkeit herabgesetzt ist, die aber einen lebhaften Stoffwechsel haben, wie z. B. an den Eikernen bei der Wachstumsperiode der Eier, eine oft bedeutende Ansammlung von Nukleolen. Auch in unserem Falle können wir also, wie Heidenhain sagt, „eine Parallelität zwischen den Prozessen der Assimilation und Vermehrung des Chromatins einerseits, der Abscheidung und Massenzunahme der Nukleolarsubstanz andererseits“ beobachten.

In den Fig. 22 und 23 sehen wir zwei Kerne abgebildet, die die Volumenvergrösserung des Kerns und die Massenzunahme der Nukleolarsubstanz besonders schön veranschaulichen. Sie sind

$1^1/_2$ Stunden nach der Befruchtung in dem Material in grosser Zahl anzutreffen. Gleichzeitig fällt uns aber noch auf, dass der Kern eine deutliche Längsstreckung erfahren hat; an seinen beiden am weitesten voneinander entfernten Enden liegt je eine Strahlung. Es hat nach diesen Bildern fast den Anschein, als bereite sich eine der Amitose ähnliche Teilung des Kernes vor. In den meisten Fällen jedoch nimmt der Kern im weiteren Verlauf wieder mehr eine kugelige Form an (Fig. 25). Nur ganz vereinzelt beobachtet man Bilder, wie dasjenige in Fig. 24. Es stellt ein Ei dar, das $1^3/_4$ Stunden nach der Befruchtung fixiert wurde. Hier sieht man an Stelle des einen Kerns zwei Kerne, einen grösseren und einen kleineren liegen, die durch eine feine Substanzbrücke noch miteinander verbunden sind. In diesem Fall scheint also tatsächlich ohne Ausbildung von Chromosomen und Spindelfasern eine Kernteilung stattgefunden zu haben.

Die überwiegende Mehrzahl der Eier zeigt aber zwei Stunden nach der Befruchtung, zu einer Zeit, wo die Kontrolleier schon achtgeteilt sind, noch immer einen grossen einheitlichen, jetzt wieder mehr kugligen Kern, wie es in Fig. 25 zu sehen ist.

Im Verlaufe der nächsten 1—2 Stunden erfahren diese Riesenkerne, die die Grösse des Keimbläschens im unreifen Seeigelei erreichen, bemerkenswerte Veränderungen. Zunächst beobachtet man, bei den einen Eiern früher, bei den anderen später, ein langsames Schwinden der Nukleolen; an Stelle der zwei schwachen treten drei, vier, ja auch fünf allmählich immer deutlicher ausgeprägte Strahlungen auf. Die Kernmembran schwindet, wir erhalten Bilder, wie sie in Fig. 26 und 27 dargestellt sind. Wir sehen das Chromatin in den Riesenkernen noch zum grossen Teil in feinkörnigen Strängen angeordnet, aber wir erkennen auch schon einige deutliche Chromosomen. In der Mitte jedes Kernes befinden sich zwei bis drei grosse, kompakte, mit Heidenhainschem Hämatoxylin sich intensiv schwarzfärbende Massen. Weitere Stadien der Auflösung der Riesenkerne und der Bildung mehrpoliger Mitosen sind in den Fig. 28—32 (Taf. XI), 35, 36 (Taf. XII) abgebildet. Wir sehen hier einmal eine zweipolige Figur (Fig. 28) als seltene Ausnahme, dann mehrere Fälle von drei-, vier- und fünfpoligen Mitosen. Zwischen den einzelnen Spindeln, oder auch in der Mitte der Gesamtfigur finden wir wohlausgebildete, teilweise auffällig in ihrer Grösse differierende Chromo-

somen (siehe besonders in Fig. 30). Daneben erblicken wir Chromatinkörner in wechselnder Zahl, dann auch die schon vorhin erwähnten grossen, kompakten, schwarzgefärbten Klumpen. Ferner ist das gesamte Plasma zwischen den Spindeln auffällig bei der Hämatoxylinfärbung dunkel gekörnt, was in den Abbildungen nicht besonders eingezeichnet ist.

Was zunächst nun die Zahl der Chromosomen betrifft, so ist sie durchaus nicht gross zu nennen und entspricht ungefähr nur der Zahl der haploiden Eikernchromosomen. Es hat also trotz der langen, seit der Befruchtung verflossenen Zeit, keine Zunahme der Chromosomenzahl stattgefunden. Das meiste produzierte Chromatin scheint teils in Form der kleinen Körnchen vorhanden zu sein, teils hat es sich auch im Plasma, das dadurch seine Färbbarkeit erhalten hat, wieder gelöst. Über die Herkunft der intensiv gefärbten, grossen Klumpen können wir nur Vermutungen äussern; einmal werden sie wohl Reste von Nukleolarsubstanz enthalten, andererseits wäre auch daran zu denken, dass zu ihrer Bildung das väterliche Radiumchromatin beigetragen hat.

Wir hatten ja das väterliche Chromatin zuletzt in der Fig. 21 von dem Eikern unterscheiden können, wo es sich in Chromatinstränge auflöste. In den nächsten Stadien war es unmöglich, das väterliche Chromatin in dem Furchungskern zu identifizieren. Es fragt sich nun: können wir jetzt während der multipolaren Mitose das väterliche Radiumchromatin von dem mütterlichen, unbestrahlten Chromatin trennen?

Dass die in den multipolaren Mitosen gut ausgeprägten Chromosomen nicht von dem Radiumchromatin gebildet sind, das glaube ich ziemlich sicher behaupten zu können. Denn einmal spricht hiergegen die in dem ersten Teil unserer Arbeit gemachte Erfahrung, dass das intensiv bestrahlte väterliche Chromatin nicht mehr zur Bildung richtiger Chromosomen imstande ist; zweitens lässt sich zur Stütze unserer Behauptung die Tatsache anführen, dass die Chromosomenzahl der multipolaren Mitosebilder ungefähr der Zahl der mütterlichen, ursprünglich im Eikern vorhandenen Chromosomen entspricht, dass aber sicher nicht die doppelte Anzahl vorhanden ist, wie es doch bei Beteiligung des gesamten Chromatinmaterials des Furchungskerns an der Chromosomenausbildung notwendig wäre. Leider lässt sich mit Sicherheit nicht mehr über

das Schicksal des Radiumchromatins sagen; alles andere sind nur Vermutungen. Aber sei es nun, dass das Radiumchromatin in den kleinen Chromatinkörnern, sei es, dass es in den grossen, kompakten, schwarzgefärbten Massen enthalten ist, sicher ist, dass es durch die multipolare Mitose aus den Bestandteilen des Kerns ausgeschieden wird. Denn wie uns die Fig. 37 und 38 (Taf. XII), die wir als Folgestadien der multipolaren Mitose deuten, zeigen, werden nur die mehr oder minder normal ausgebildeten, vom Eikern stammenden Chromosomen zur Bildung der neuentstehenden Kernbläschen verwandt, während die grossen, kompakten Massen und auch zum grossen Teil die Chromatinkörner ausserhalb der neu entstandenen Kerne in das Protoplasma zu liegen kommen. Zum Beweise führe ich die Fig. 37 und 38 an. Entsprechend der Anzahl der Spindelpole sind einmal drei, in dem anderen Falle vier kleine Kernbläschen entstanden; in der Mitte der Figur sieht man noch die Reste der grossen, schwarzgefärbten Massen und die kleinen Chromatinkörner liegen.

Es sind nunmehr durch die multipolare Mitose der Riesenkerne Eier entstanden, die in ihrem noch ungeteilten Protoplasma mehrere Kerne enthalten. Damit sind Verhältnisse geschaffen, wie sie in ähnlicher Art durch verschiedenartige, meist chemische, experimentelle Eingriffe hervorgerufen werden können.

O. und R. Hertwig hemmten durch Chinin und Chloralhydrat die erste Mitose des befruchteten Seeigeleies und beobachteten dann das Auftreten von mehreren Kernen in dem noch ungeteilten Ei, später führte dann die Knospenfurchung die Zerlegung des Eies in einzelne Blastomeren herbei. Godlewski wies nach, „dass durch Einwirkung von CO_2haltigem Seewasser auf befruchtete Echinideneier die Zelleibsteilung bei der Furchung gehemmt wird und infolgedessen zahlreiche Kerne im einheitlichen Plasmaterritorium des Keimes liegen". Kostanecki regte Maktraeier durch KCl-Lösung zur künstlichen Parthenogenese an. Es erfolgten viele Kernteilungen, das Eiplasma blieb jedoch lange Zeit ungeteilt.

Godlewski und Kostanecki haben das weitere Schicksal dieser ungefurchten, mehrkernigen Eier genauer cytologisch untersucht und festgestellt, dass „die beieinander liegenden Kerne oft zu grösseren einheitlichen Kernen, Synkarionten, wie Strasburger diese Kerne genannt hat, verschmelzen können". Multipolare Mitosen, die sich durch ihren Reichtum an Chromosomen

auszeichnen, führen später wieder zu einer Zerlegung dieser Riesenkerne in eine grössere Anzahl kleinerer Kerne. Gleichzeitig wird das Ei durch das Auftreten unregelmässiger Furchung in eine Anzahl ungleich grosser Blastomeren geteilt.

Dieselben, soeben geschilderten Vorgänge spielen sich nun auch an unseren, durch die multipolare Mitose mehrkernig gewordenen Radiumeiern ab. Einzelne Kerne verschmelzen wieder miteinander, und an diesen Synkarionten bilden sich dann wieder pluripolare Mitosen (Taf. XI, Fig. 33 und 34), die sich aber von den vorhin besprochenen dadurch in prinzipieller Weise unterscheiden, dass sie einen grossen Reichtum an Chromosomen, dagegen nicht die kompakten, intensiv schwarzgefärbten Massen und die anderen chromatischen Zerfallsprodukte aufweisen. In der Fig. 33 sind ausserdem noch zwei unabhängig von dem Synkarion in Mitose befindliche, chromosomenarme Einzelkerne zu sehen: ausserdem finden sich im Plasma noch zahlreiche Strahlungen. In Fig. 34 fällt einmal die ganz verschiedene Grösse der einzelnen Chromosomen auf, zweitens sieht man an der unregelmässigen Eibegrenzung mit ihren kugligen Vorwölbungen den Beginn der Knospenfurchung.

Auch nachdem die Knospenfurchung das Ei in eine Anzahl Blastomeren zerlegt hat, kann man in dem unregelmässig gefurchten Eimaterial Riesenkerne und multipolare, an Chromosomen reiche Mitosen in grosser Zahl auffinden. Die Textfiguren 3—9

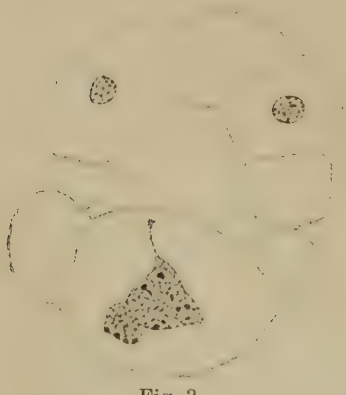

Fig. 3.

Fig. 4.

Zwei Schnitte durch Eier, 4 1/4 Stunden nach Befruchtung mit Samen, der 16 Stunden mit Radium I = 7.4 mg reines Radiumbromid, bestrahlt wurde. Zeiss' Homog. Immersion 1/12. Tubuslänge 160, Okular 4. Höhe des Objekttisches. Auf 1/2 verkleinert.

S. 222—226 und die Fig. 39 und 40 auf Taf. XII sollen diese Verhältnisse veranschaulichen. Besonders schön lassen die in den Textfig. 3 und 6 abgebildeten Riesenkerne ihre Entstehung aus der Verschmelzung mehrerer Einzelkerne durch ihren lappigen Bau erkennen. Bei den Mitosen (Textfig. 5) sind wieder die

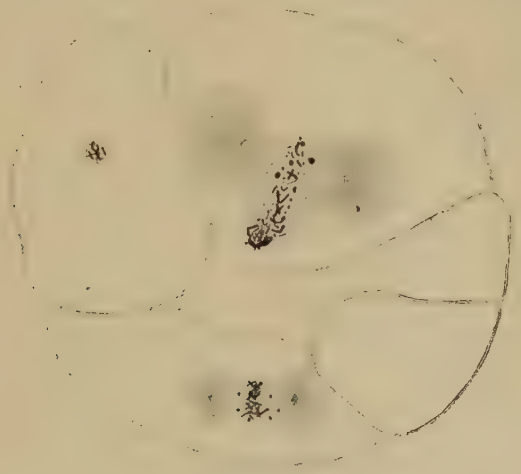

Fig. 5.

Schnitt durch ein Ei, $3^3/_4$ Stunden nach Befruchtung mit Samen, der 16 Stunden mit Radium II = 5,3 mg und Radium III = 2 mg reines Radiumbromid, bestrahlt wurde. Zeiss' Homog. Immers. 1/12. Tubuslänge 160, Okular 4. Höhe des Objekttisches. Auf 2/3 verkleinert.

Grössenunterschiede der einzelnen Chromosomen besonders beachtenswert. Das Auftreten abnorm grosser Chromosomen wurde auch von Godlewski und Kostanecki in ihren Untersuchungen beschrieben.

Wir haben also in unserer Arbeit zwei prinzipiell verschiedene Entstehungsarten von Riesenkernen kennen gelernt. Im Anfang der Entwicklung der radiumkranken Eier kommt es zur Bildung von grossen Kernen durch allmähliches Anwachsen der Kernmasse, hervorgerufen durch Ausbleiben der normal einsetzenden Mitose. Wir haben diese Hemmung der Kernteilungsprozesse auf die Verbindung des Eikerns mit dem radiumkranken Spermakern zurückführen können. An diesen Riesenkernen entstand dann eine multipolare Teilungsfigur, die zur Zerlegung des Riesenkernes in einzelne kleinere Teilkerne

führte. Besonders bemerkenswert war aber, dass aus dem Riesenkern nicht mehr Chromosomen hervorgingen als ursprünglich im Eikern vorhanden gewesen waren. Das überschüssig produzierte Kernmaterial wurde nicht zur Bildung von Chromosomen benutzt, es löste sich vielmehr ebenso wie das radiumbestrahlte Spermachromatin im Eiprotoplasma auf. Es erinnert dieses Verhalten der Riesenkerne an dasjenige der Keimbläschen tierischer Eier, die trotz ihrer gewaltigen Volumzunahme bei dem Eiwachstum auch an der Normalzahl ihrer Chromosomen festhalten.

Eine zweite Form der Bildung von Riesenkernen findet sich dann bei der weiteren Entwicklung der Radiumeier. Hier spielt, nachdem das Radiumchromatin aus dem Kern eliminiert und im Plasma degeneriert ist, die Verzögerung der Mitose und der Ausbildung der Chromosomen keine Rolle mehr. Die Entstehung von Riesenkernen erfolgt hier vielmehr durch Verschmelzung einzelner Furchungskerne zu einem einheitlichen Kern. Aus diesen Riesenkernen oder Synkarionten können dann auch multipolare Mitosenbilder entstehen, die sich aber von den im ersten Fall besprochenen prinzipiell dadurch unterscheiden, dass hier die Chromosomenzahl eine viel grössere ist, entsprechend der Zahl der Chromosomen, die zur Bildung des Synkarion beigetragen haben.

Wir erblicken in diesen Befunden eine schöne Illustration des von Boveri aufgestellten Grundgesetzes der Zahlenkonstanz der Chromosomen, „dass die Zahl der aus einem ruhenden Kern hervorgehenden chromatischen Elemente ausschliesslich davon abhängig ist, aus wie vielen Elementen dieser Kern sich aufgebaut hat“. Trotz der um mehrere Stunden verzögerten Mitose und des gewaltigen Anwachsens des Kernes sind die Eikernchromosomen nicht imstande gewesen, das Kernmaterial zur Bildung neuer Chromosomen zu verwenden.

Über das weitere Schicksal der radiumkranken Eier ist nicht mehr viel zu sagen. Schon um 6 Uhr abends machten sich ja deutliche Zerfallserscheinungen geltend. Ich verweise auf die Fig. 39 und 40, Taf. XII und die Textfig. 3—9, welche Bilder von den besser erhaltenen Keimen vorführen sollen. An ihnen ist zum Teil das lockere Zusammenliegen der einzelnen Furchungszellen deutlich ausgesprochen. Ferner kann man erkennen, dass

die einzelnen Blastomeren schon frühzeitig, wohl begünstigt durch das lockere Beisammenliegen, das Bestreben gehabt haben, sich unabhängig voneinander zu entwickeln. So sieht man in Textfig. 7

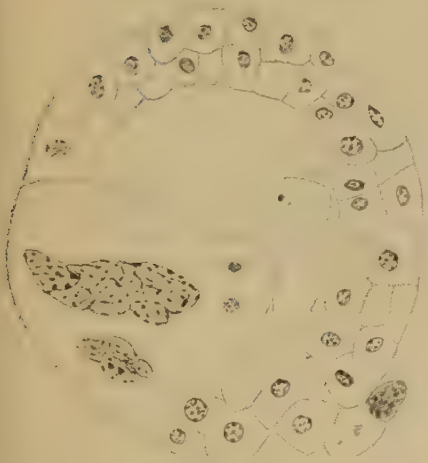

Fig. 6.

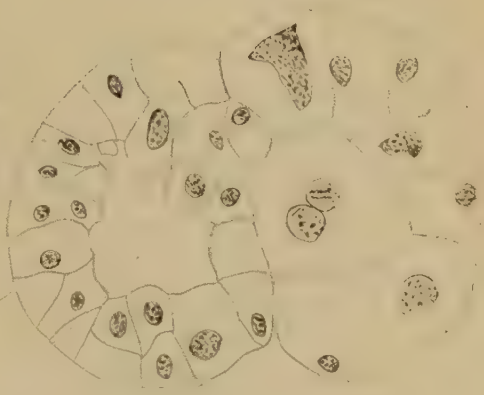

Fig. 7.

eine Art Zwillingsbildung, die eine Hälfte mit relativ kleinen Zellen und eigener Furchungshöhle, die andere Hälfte mit grossen, Riesenkernen enthaltenden Zellen. In der Textfig. 8 sehen wir

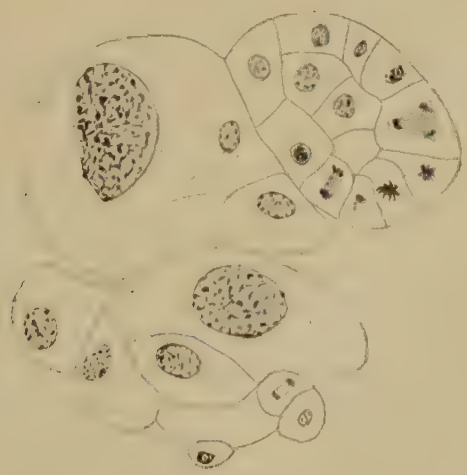

Fig. 8.

Fig. 6—8. Schnitte durch Eier, $8^{3}/_{4}$ Stunden nach Befruchtung mit Samen, der 16 Stunden mit Radium I bestrahlt wurde. Zeiss' Homog. Immersion $^{1}/_{12}$. Tubuslänge 160, Okular 2. Höhe des Objekttisches.

noch ein anderes Beispiel, indem aus drei Furchungszellen ziemlich unabhängig voneinander drei Zellhaufen entstanden sind, die sich nur locker mit ihren Seitenflächen berühren.

Die Entstehung der in den Fig. 39 und 40 (Taf. XII), und der in Textfig. 9 abgebildeten Blastulae möchte ich dagegen anders

Fig. 9.

Schnitt durch ein Ei, $8^3/_4$ Stunden nach Befruchtung mit Samen, der 16 Stunden mit Radium I bestrahlt wurde. Zeiss' Homog. Immersion $^1/_{12}$. Tubuslänge 160, Okular 2. Höhe des Objekttisches.

erklären. In den Fig. 39 und 40 sehen wir zwei Blastulae abgebildet; ihren einen Teil bildet je eine grosse ungeteilte Zelle mit mehreren multipolaren Mitosen; ihr anderer Teil besteht aus kleinen Zellen mit ziemlich normalen Kernen. In der Textfig. 9 ist ferner eine ziemlich gut erhaltene Blastula zu sehen. Die eine Hälfte der Furchungshöhle wird von kleinen Zellen mit normalen Kernen, die andere Hälfte dagegen von grossen Zellen mit Riesenkernen begrenzt. Wir werden durch diese drei Figuren an die in den Textfig. 1 und 2 abgebildeten Keime der ersten Versuchsgruppe erinnert, die ja, wie wir nachwiesen, dadurch entstanden waren, dass das väterliche Radiumchromatin nur in die eine der beiden ersten Blastomeren zu liegen kam und hier erst mit dem Eikernderivat verschmolz. Auch für die drei soeben

erwähnten Furchungsstadien wird wohl eine gleiche Bildungsweise anzunehmen sein. Denn wie S. 216 erwähnt wurde, teilten sich auch in der hier besprochenen zweiten Gruppe von Experimenten vereinzelte Eier mit geringer Verzögerung gegen die Kontrolleier normal in zwei Blastomeren. Von diesen normal zweigeteilten Eiern stammen daher höchstwahrscheinlich diese drei relativ gut erhaltenen Blastulae ab.

6. Zusammenfassung der experimentell-cytologischen Ergebnisse: Der Kern als Überträger der Radiumschädigung. Die Vermehrungsunfähigkeit des intensiv bestrahlten Spermachromatins.

Wenn wir nunmehr die Ergebnisse der beiden Versuchsgruppen zusammenfassen, so können wir wohl sagen, dass die genauere cytologische Untersuchung eine vollständige Bestätigung der von O. Hertwig und mir aufgestellten Theorie ergeben hat, dass die Radiumschädigung nur durch den Samenkern auf das Ei übertragen wird, und dass intensive Radiumbestrahlung zu einer Vermehrungsunfähigkeit des Spermachromatins führt.

Alle die verschiedenen Störungen der Eientwicklung können wir, wie sich leicht nachweisen lässt, allein auf eine Schädigung der Samenkernsubstanz zurückführen. So könnte man vielleicht bei der Hemmung der ersten Mitose, mit Bildung von Riesenkernen, wie wir es in der zweiten Gruppe der Experimente beobachtet haben, an eine Schädigung der Centrosomen durch die Radiumbestrahlung denken. Diese Annahme wird aber sofort hinfällig, wenn wir die Ergebnisse der ersten Versuchsreihe berücksichtigen, wo das Spermacentrosoma allein ohne den Spermakern sich dem Eikern anlegt und die Teilung desselben ohne nennenswerte Verzögerung veranlasst. Es kann daher wohl keinem Zweifel unterliegen, dass allein die Verschmelzung des Spermakerns mit dem Eikern die Hemmung der ersten Teilung, die Bildung von Riesenkernen, die pluripolare Mitose und die Knospenfurchung zur Folge hat.

Wie hier die radiumgeschädigte Kernsubstanz einen so weitgehenden Einfluss auf die Kernteilung ausübt, so haben wir in der ersten Versuchsreihe Fälle kennen gelernt, wo die gesunden

Eikernchromosomen durch die Berührung mit dem radiumkranken Spermakern eine tiefgreifende Veränderung ihrer Form erleiden, indem die stäbchenförmigen Chromosomen zu kleinen Chromatinbrocken zerfallen, genau so, als wären sie selbst von den Radiumstrahlen direkt getroffen worden. Auch hier kann leicht der Beweis geführt werden, dass es allein der Spermakern ist, der diese Schädigung veranlasst. Denn wie andere Fälle uns gezeigt haben, behalten die Eikernchromosomen ihre normale Beschaffenheit bei und liefern normale haploide Furchungskerne, wenn der radiumgeschädigte Spermakern nicht in direkte Berührung mit ihnen kommt, sondern abseits im Plasma liegen bleibt.

Wenn wir so schon die grosse Veränderung des Spermakerns in seiner Konstitution durch die Wirkungen, die er auf den gesunden Eikern ausübt, deutlich ersehen können, so hat andererseits auch die direkte morphologische Beobachtung des Spermakerns im Ei sichere Zeichen für seine intensive Schädigung durch die Radiumbestrahlung erbracht. Wir haben zeigen können, dass der Samenkern in vielen Fällen nicht wie normal mit dem Eikern verschmilzt, sondern abseits im Plasma liegen bleibt und seine kompakte Beschaffenheit lange Zeit bewahrt; dass ferner sein Chromatin nicht imstande ist, die Form von Chromosomen anzunehmen, und dass es fast ganz vermehrungsunfähig geworden ist.

So entspricht das Bild, das wir von dem radiumkranken Spermakern und seiner Wirkung auf das Seeigelei erhalten haben, fast genau den theoretischen Vorstellungen, die ich, bevor ich diese cytologischen Untersuchungen angestellt habe, lediglich auf Grund der experimentellen Ergebnisse beim Frosch vor einem Jahre geäussert habe: „Wenn das Spermachromatin durch die Radiumbestrahlung zum völligen Zerfall gebracht ist, wird der Samenfaden wegen der geringen Schädigung seines kontraktilen Schwanzes noch in das Ei eindringen und eine Entwicklung desselben anregen. In diesem extremen Falle wird aber das degenerierte, vermehrungsunfähige Spermachromatin nicht imstande sein, den Entwicklungsprozess zu beeinflussen: Es wird also eine normale Entwicklung mit haploider Kernsubstanz resultieren. Bei etwas geringerer Schädigung wird es vielleicht noch zu einer Kopulation der beiden Kerne kommen. Bei der ersten Teilung wird aber der Radiumkern, sei es infolge Verzögerung des Wachstums oder mangelhafter Chromosomenausbildung, nicht

auf die Furchungszellen verteilt. Dabei ist es möglich, dass die Teilung der normalen Kernsubstanz regelmässig verläuft, oder dass durch die unregelmässige Teilung des Radiumchromatins auch die normale Kernsubstanz ungünstig beeinflusst wird. Hieraus können dann auch wieder Störungen der normalen Entwicklung sich ergeben. Wir können wohl sagen, je früher die Elimination des Radiumchromatins erfolgt, um so wahrscheinlicher wird die normale Entwicklung."

Diese durch Vergleich der B- und C-Serie und durch Beobachtung der Kurvenbildung beim Frosch gewonnenen theoretischen Vorstellungen finden also durch die tatsächlich cytologisch beobachteten Vorgänge beim Seeigel ihre volle Bestätigung. — Wie aber erklären sich die in der Einleitung hervorgehobenen Unterschiede der Frosch- und Seeigelexperimente? Beim Seeigel scheint, wenigstens bei den von mir bisher beobachteten Fällen, eine völlige Ausschaltung des Radiumchromatins von der Entwicklung nicht möglich zu sein, spätestens auf dem Zweizellenstadium verschmilzt das Radiumchromatin mit dem einen haploiden Furchungskern. Beim Frosch dagegen glaube ich, um die günstigen Entwicklungsresultate bei intensiver Bestrahlung der Spermatozoen resp. der unbefruchteten Eier, die Bildung von 14—16 Tage alten Embryonen zu erklären, eine fast völlige Elimination des Radiumchromatins annehmen zu müssen, nachdem wir ja beim Seeigel die verderbliche Wirkung des Radiumchromatins auf die normalen Chromosomen bei Verschmelzung zu einem Kern festgestellt haben. Für diese Hypothese haben wir durch die makroskopische Beobachtung der Furchung auch genügend Anhaltspunkte. Denn wenn wie beim Seeigel eine Verschmelzung des Radiumkerns mit dem Eikern auch beim Frosch stattfinden sollte, so müssten wir ja auch hier eine deutliche Verzögerung der Kern- und Plasmateilung erwarten. Beim Frosch verlaufen aber die ersten Teilungen des Eies ganz normal ohne jede Verzögerung. Demnach können wir wohl bei den Froschexperimenten mit ziemlicher Sicherheit auf eine parthenogenetische bezw. androgenetische Entwicklung schliessen. Ob der Radiumkern sich unabhängig von den haploiden Furchungskernen noch langsam vermehrt, und ob diese Anwesenheit von radiumbestrahlter Kernsubstanz die, wenn auch nur geringfügige, pathologische Entwicklung der

Embryonen erklärt, oder ob die Entwicklung mit reduzierter haploider Chromosomenzahl an und für sich schon eine Neigung zu schwächlichen, kranken Embryonen herbeiführt, wie es die Anstichversuche an den Eiern von Rana fusca, die Bataillon, Henneguy und Brachet vornahmen, wahrscheinlich machen, möchte ich hier nicht entscheiden.

7. Vergleich der Ergebnisse, die durch Radiumbestrahlung tierischer Keimzellen gewonnen wurden, mit den Arbeiten von Herbst, Boveri und Teichmann und den Bastardierungsexperimenten von Kupelwieser, Baltzer und Born.

Am Schluss meiner Arbeit möchte ich noch auf einige Untersuchungen eingehen, die gleichfalls am Seeigelei und an den Geschlechtsprodukten des Frosches angestellt sind, und die, wenn auch auf anderem Wege, so doch zu ähnlichen Ergebnissen wie die Radiumexperimente geführt haben.

Herbst gab den Eiern von Sphaerechinus durch Fettsäurebehandlung nach Loeb einen Anstoss zur Parthenogenese und befruchtete sie, wenn der Eikern eine deutliche Grössenzunahme erfahren hatte, mit Samen von Strongylocentrotus. Es zeigte sich dann bei der Karyokinese in vielen Fällen ein deutliches Nachhinken des väterlichen hinter dem mütterlichen Chromatin, in einzelnen Fällen verschmolz der Spermakern erst mit dem ersten Furchungskern. Aus diesen partiell befruchteten Eiern entwickelten sich dann Gastrulae und Plutei, die halbseitig rein mütterliche, halbseitig gemischte Charaktere aufwiesen. Diese Plutei sind in der Art ihrer Entstehung und in ihren Kernverhältnissen vergleichbar den in unseren Radiumexperimenten ebenfalls durch partielle Befruchtung gebildeten Blastulae, die halbseitig normale, rein mütterliche Kerne, halbseitig gemischte radiumkranke Kerne besassen (Textfig. 1 und 2).

Noch mehr erinnern in der Art und Weise der Versuchsanordnung an unsere Radiumversuche Experimente, die Boveri anstellte und die Teichmann genauer cytologisch untersuchte. Boveri befruchtete Seeigeleier, die durch 14stündigen Aufenthalt in Meerwasser wohl auch einen geringen Anstoss zur Parthenogenese

erhalten hatten, mit Seeigelsamen, der mit Kalilauge fast bis zur völligen Bewegungsunfähigkeit behandelt war. Das so durch die Kalilauge geschädigte Chromatin des Samenfadens verschmolz nun nicht mit dem Eikern. Dieser teilte sich vielmehr selbständig mit Hilfe des Spermazentrums, während der Spermakern abseits im Bereich einer Strahlung in das Eiplasma zu liegen kam. Das väterliche Chromatin verschmolz mit dem Furchungskern der zweiten oder auch erst der vierten Blastomere. In unseren und Boveris Versuchen ist also die Teilungsfähigkeit des Spermakerns gehemmt, während sich das Spermazentrum beide Male sowohl gegen Kalilauge als gegen Radiumbestrahlung sehr widerstandsfähig erweist. Während aber Teichmann an dem Material Boveris zeigte, dass die Schädigung des Samenkerns durch die Kalilauge nur in einer Art Lähmung in der Ausbildung der Chromosomen besteht, die früher oder später wieder in normales Verhalten übergeht, erweist sich die Radiumschädigung als eine viel grössere. Die tiefgreifende Veränderung, die die chromatische Substanz durch die Radiumbestrahlung erlitten hat, lässt sich nicht wieder rückgängig machen. Chromosomen werden überhaupt nicht mehr gebildet, und die Zerfallsprodukte des Radiumchromatins wirken als eine Art giftiger Substanz auf die gesunden Eikernchromosomen ein. Trotz dieser starken Kernveränderungen war aber bemerkenswerter Weise die Bewegungsfähigkeit der Spermien gar nicht alteriert, während sie in dem Versuche Boveris fast ganz aufgehoben war. Das ist doch wieder ein deutlicher Beweis, wie elektiv die Radiumbestrahlung die Kernsubstanzen schädigt, wie weit überlegen sie hierin allen chemischen Mitteln, wie Kalilauge, Alkohol, Chloroform usw. ist. Wie leicht lässt sie sich ferner dosieren, und so aufs feinste in ihrem Wirkungsgrad abstufen! Das alles sind Vorzüge, die den Radium- und Röntgenstrahlen einen bevorzugten Platz als Mittel, in den Keimsubstanzen Veränderungen hervorzurufen, sichern sollten.

Eine dritte Reihe von Experimenten, die in ihren Resultaten manche Ähnlichkeit und Übereinstimmung mit unseren durch Radiumbestrahlung des Samens erzielten Ergebnissen haben, sind die verschiedenen Bastardierungsversuche. Von den Experimenten Kupelwiesers, wo der Mytilusspermakern als Fremdkörper

im Seeigelei liegend sich gar nicht an der Entwicklung beteiligt, bis zur Bildung fruchtbarer Mischlinge lassen die Kreuzungsexperimente eine kontinuierliche Reihe von Übergängen erkennen, wie die Bildung lebensunfähiger Embryonen und die in verschieden hohem Grade unfruchtbaren Mischlinge. (Steironothi und sterile Tokonothi Poll.) Auch unsere Radiumexperimente ergeben nun, je nach dem Grade der Schädigung des Spermakerns, eine ganze Anzahl von Fällen, die sich leicht mit den durch Bastardierung erzielten Ergebnissen in Parallele setzen lassen.

Beginnen wir mit den extremen Fällen artfremder Bastardierung, wie sie namentlich Loeb und Kupelwieser beschrieben haben, so sind mit ihnen unsere Ergebnisse bei intensiver Radiumbestrahlung der Spermien des Seeigels und des Frosches ohne weiteres vergleichbar. In beiden Versuchsreihen ist der Spermakern unfähig sich zu vermehren und nimmt an der Entwicklung gar nicht Teil.

Als nächsten Fall führe ich die Versuche Baltzers an, der bei der Kreuzung Strongylocentrotus ♀ × Sphaerechinus ♂ beobachtete, dass das väterliche Chromatin wohl mit dem Eikern verschmilzt, aber bei der ersten Mitose nicht gleichmässig auf die Furchungszellen verteilt wird, sondern aus dem Kern ausgeschieden wird und im Eiplasma liegen bleibt. Ganz denselben Vorgang haben wir auch bei unseren Radiumexperimenten in den Fällen konstatiert, wo der Spermakern mit dem Eikern kopuliert oder in die erste Mitose hineingezogen wird. So sind z. B. die Textfig. VII und VIII Baltzers ohne weiteres mit den Fig. 9 und 13 meiner Arbeit vergleichbar. Nur habe ich noch eine schädliche Beeinflussung der mütterlichen Chromosomen durch das väterliche Radiumchromatin feststellen können, während bei Baltzer die mütterlichen Chromosomen anscheinend ganz normal geblieben sind.

Während diese extremen Fälle eigentlich zu keinem wirklichen Bastardprodukt führen, indem das väterliche Chromatin sich gar nicht an dem Aufbau des Kernapparats beteiligt, kommt es in den zunächst zu besprechenden Experimenten tatsächlich zur Bildung eines Mischproduktes, das aber schon vor der Gastrulation auf dem Blastulastadium abstirbt. Hierher gehören einmal verschiedene Amphibienkreuzungen, die Pflüger und Born vornahmen, und bei denen es trotz monospermer Befruch-

tung, von der wir hier ja überhaupt nur sprechen, und regelmässiger Furchung nicht zur Gastrulation kam; ferner die zahlreichen Bastardierungsversuche Baltzers bei Echinodermen, der die Erkrankung der Bastardblastulae, die Ausstossung von Chromatin aus den kranken Kernen und die Bildung von Stereoblastulae beschreibt.

Ganz ähnliche Bilder wie Baltzer hat O. Hertwig erhalten, als er Seeigeleier mit Samen befruchtete, der nur kurz, $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde, mit Radium bestrahlt war. Auch hier beteiligte sich der Spermakern zunächst an der Furchung, bis dann auch im Blastulastadium die Erkrankung einsetzte und zur Entstehung von Stereoblastulae führte.

Als nächsthöhere Entwickungsstufe der Bastarde betrachte ich die Fälle, die über die Gastrula hinaus zur Bildung gestreckter, aber pathologischer, schwächlicher Embryonen führen, die bald früher, bald später absterben und niemals ausgewachsene Tiere aus sich entstehen lassen. Aus dem Pflanzenreiche nenne ich die Speciesbastarde die Baur erhielt, als er z. B. Abutilon striatum und Abutilon arboreum kreuzte und „sonderbare, verkümmerte, langsam wachsende Pflanzen mit absonderlich gekrümmten, unsymmetrischen Blättern“ erhielt. Aus dem Tierreich verweise ich auf die Schneckenbastarde Langs, der beobachtete, dass bei der Kreuzung Helix hortensis × nemoralis oft „nur ganz vereinzelte Junge ausschlüpfen und absterben, ohne auch nur einigermassen über die Anfangsgrösse der frisch ausgeschlüpften Jungen herauszukommen“.

Besonders erwähnenswert sind endlich noch die Angaben Borns, der bei Amphibienkreuzungen oft ein Absterben der Bastardembryonen vor oder bald nach dem Ausschlüpfen aus der Gallerthülle „mit deutlichen Krankheitserscheinungen, wie Wassersucht und dergleichen“ beschreibt.

Auch für diese Stufe der Entwicklung pathologischer Bastarde haben wir in unseren Radiumexperimenten zahlreiche Vergleichspunkte. O. Hertwig erzielte beim Frosch durch kurze Radium- und Mesothoriumbestrahlung der Samenfäden von $^1/_4$ Minute bis $^1/_4$ Stunde Dauer je nach der Intensität der Bestrahlung die verschiedensten Grade von pathologischen Embryonen, die teils gleichfalls Bauchwassersucht zeigten, teils sogar aus den Hüllen ausschlüpften und fast wie normale Kaulquappen herumschwammen

und nur in der Kopfgegend geringe pathologische Veränderungen aufwiesen. Ich konnte ferner, wie ich hier nur kurz erwähnen will, auch bei Pflanzen durch Bestrahlung des Pollens verkümmerte Samenkörner erhalten, die teils gar nicht mehr auskeimten, teils schwächliche, kranke Pflanzen liefern, die nur langsam wachsen, zum Teil auch nach Bildung einiger verkrüppelter, chlorophyllarmer Blätter absterben, vergleichbar den soeben erwähnten Abutilonbastarden Baurs.

Als nächste Entwicklungsstufe der Bastarde müssen wir diejenigen Mischlingsformen bezeichnen, die ihre Entwicklung normal zu Ende führen und körperlich gut ausgebildete Tiere liefern, die aber in der Ausbildung ihrer Keimzellen mehr oder minder intensive Störungen erkennen lassen. Nach Poll können wir hier verschiedene Grade der Störung unterscheiden, nämlich die Steironothi, die sich wieder noch in apomitotische, monomitotische und dimitotische gliedern lassen, und die sterilen Tokonothi. Diese sterilen Tokonothi bilden dann den Übergang zu der letzten Stufe, den fertilen Tokonothi, deren Fortpflanzungsvermögen gleich demjenigen der reinen Form ist.

Für diese letzte Gruppe der Bastarde, die Steironothi und die Tokonothi, haben wir bis jetzt in unseren Radiumexperimenten noch keine Vergleichsfälle. Es fragt sich nur, ob wir durch weitere Experimente, ganz kurze Bestrahlung der Samenfäden, nicht auch noch diesen geringsten Grad der Störung hervorrufen können. Wir kommen damit zugleich zu der Frage: ist diese Ähnlichkeit der Ergebnisse der Bastardierungs- und der Radiumexperimente eine ganz äusserlich bedingte, oder lassen sich nicht auch hierfür tiefere, im Wesen der Sache liegende gemeinsame Ursachen annehmen?

Es ist wohl die allgemeine Ansicht der Forscher, die sich mit Kreuzungsversuchen beschäftigt haben, dass die mehr oder minder gute Entwicklungsfähigkeit der Bastarde auf der grösseren oder geringeren Ähnlichkeit der beiden sich vereinigenden Keimsubstanzen beruht. Es müssen sich, wie Born sagt, „die im Ei und Sperma repräsentierten Entwicklungstendenzen organisch vereinigen lassen“, wenn ein lebensfähiges Zeugungsprodukt resultieren soll. Je nach den grösseren oder geringeren idioplasmatischen Unterschieden der beiden Keimzellen wird die Bastardzygote auf frühen Entwicklungsstadien absterben oder sterile oder fruchtbare Mischlinge ergeben.

Nun haben wir gesehen, dass der Spermakern durch die Radiumbestrahlung je nach ihrer Intensität mehr oder minder verändert wird. In der Zygote, die aus dem gesunden Eikern und dem radiumbestrahlten Samenkern resultiert, finden sich also zwei Idioplasmen zusammen, die nicht identisch sind, sondern je nach dem Grade der Veränderung durch die Radiumbestrahlung verschieden grosse Unterschiede aufweisen.

Auch in diesem Falle beruht die schlechtere oder bessere Entwicklungsfähigkeit der Zygote, wie wir gesehen haben, auf dem Grade der Verschiedenheit der beiden in der Zygote vereinigten Idioplasmen.

Somit glauben wir die Ähnlichkeit der Ergebnisse der Bastardierungs- und Radiumexperimente, trotz vieler bestehender Unterschiede, doch auf eine gemeinsame Ursache zurückführen zu dürfen, die Verschiedenheit der in der Zygote vereinigten Idioplasmen mit ihren verschiedenen Entwicklungstendenzen.

Unsere nächste Aufgabe wird es aber sein, diese Hypothese dadurch zu stützen, dass wir versuchen, die Erzeugung steriler, sonst aber lebenskräftiger Radiumtiere zu erzielen; ein Versuch, der gewiss mit grossen Schwierigkeiten verknüpft ist, dem aber bei der ausserordentlich feinen Dosierbarkeit der Radiumstrahlen wenigstens von dieser Seite keine unüberwindlichen Hindernisse im Wege stehen.

In einem soeben im Archiv für Entwicklungsmechanik erschienenen Aufsatz wendet sich Godlewski gegen die Schlussfolgerungen, die ich in meiner Arbeit „Radiumbestrahlung unbefruchteter Froscheier und ihre Entwicklung nach Befruchtung mit normalem Samen“ gezogen habe. Einmal hält er den Satz nicht für bewiesen, dass allein der Samenkern die Radiumschädigung auf das Ei überträgt. Durch die cytologische Beobachtung habe ich soeben den endgültigen Beweis am Seeigelei erbracht, dass nur die radiumbestrahlte Kernsubstanz für alle Schädigungen der Eientwicklung verantwortlich gemacht werden kann, und dass tatsächlich das Chromatin des Samenfadens durch intensive Radiumbestrahlung vermehrungsunfähig wird.

Zweitens meint Godlewski, die Resultate meiner ersten Arbeit liessen keinen Schluss auf die Lokalisation der Erbsubstanzen im Ei zu. Er schreibt: „Noch viel weniger stichhaltig sind die Argumente, welche neuerdings von Günther Hertwig in seiner Arbeit für das Monopol der Kernsubstanz bei dem Vererbungsprozess ins Feld geführt wurden". Hierzu möchte ich bemerken, dass ich dies „Monopol der Kernsubstanz" in meiner Arbeit gar nicht behauptet habe. Ich führe aus meiner Arbeit nur folgende Sätze an: „Es sei hervorgehoben, dass wir durch unsere Versuchsergebnisse nicht in den Stand gesetzt sind, über die Rolle des Plasma bei der Vererbung etwas auszusagen"; ferner: „Wenn wir dem Plasma auch nicht jede Bedeutung für die Vererbung absprechen wollen, so wird doch jeder, der unbefangen die Resultate meiner Arbeit prüft, mit mir zu der Überzeugung gelangen: Der Kern ist der Hauptträger der Vererbungssubstanz". Diesen letzten Satz vertrete ich auch jetzt noch, und möchte Godlewski auf eine kürzlich erschienene Arbeit von O. Hertwig hinweisen, in der er die Radium- und Mesothoriumexperimente direkt als einen experimentellen Beweis für die Idioplasmanatur der Kernsubstanzen bezeichnet und noch einmal die Gründe hierfür zusammenfasst.

Mit Recht weist O. Hertwig im Anschluss an Naegeli darauf hin, „dass der wahre Wert einer Erbschaft bei der Fortpflanzung nicht auf der Quantität, sondern auf der Qualität der vererbten Substanzen beruht, und dass es die Aufgabe der Biologen ist, die im Samenfaden und in der Eizelle unterscheidbaren Substanzen auf ihren Wert abzuschätzen". Es kann keinem Zweifel unterliegen und wird auch allgemein angenommen, dass die Kernsubstanzen eine höhere Wertigkeit für die Entwicklung besitzen als das Protoplasma und der Eidotter; sie werden daher mit Recht von O. Hertwig und Strasburger als Träger des Idioplasma bezeichnet.

Daher bedeutet es sicher einen Rückschritt, wenn immer wieder, angeblich im Gegensatz zur Idioplasmatheorie, der Satz aufgestellt wird: Kern und Protoplasma sind Träger der Vererbungssubstanz. Denn bei dieser Formulierung kommt die durch Beobachtung und Experiment festgestellte verschiedene Bedeutung der Substanzen für die Übertragung der erblichen Charaktere gar nicht zur Geltung. Die Theorie aber, die die

Kernsubstanzen als Träger des Idioplasma bezeichnet, wird in ihrer Richtigkeit hierdurch gar nicht berührt; denn dass Protoplasma und Eidotter auch zur Erbmasse gehören, ist selbstverständlich und auch von den Urhebern der Idioplasmatheorie nie geleugnet worden. So sagt O. Hertwig: „Bei meiner Fassung der Idioplasmatheorie wird dem Protoplasma und der Dottersubstanz von der Bedeutung, die ihnen im Entwicklungsprozess zukommt, auch nicht ein Tüttelchen genommen. Es steht in keinem Widerspruch zur Idioplasmatheorie, dass die Eizelle, obgleich ihr der Samenfaden als Träger erblicher Eigenschaften und durch den Besitz des Idioplasma äquivalent ist, doch infolge ihrer grösseren Masse, durch ihren Reichtum an Protoplasma und Deutoplasma und durch die verschiedenartige Verteilung derselben nicht nur den ersten Stadien des Entwicklungsprozesses ihr besonderes Gepräge verleiht, sondern auch viel später noch die Ursache mancher Einrichtungen, wie z. B. des Dottersackes, ist."

Wie wenig Glück aber Godlewski in seiner gegen mich gerichteten Polemik mit seinen Annahmen hat, zeigt folgendes Beispiel: Ich hatte in meiner ersten Arbeit darauf hingewiesen, dass eine Mitbeteiligung des Spermaplasma an der Übertragung der Radiumschädigung auf das Ei unter anderem deshalb nicht wahrscheinlich sei, weil es bei den ersten Eiteilungen wohl kaum gleichmässig auf alle Furchungszellen verteilt würde. Godlewski schreibt dagegen: „Ich möchte nur bemerken, dass auch die gleichmässige Verteilung des Plasmas in Anbetracht der sogar in vivo wahrnehmbaren Strömungen am Anfange der Entwicklung nicht so schwer anzunehmen ist".

Es ist zuzugeben, dass für einen Anhänger der Übertragung erblicher Charaktere durch das Spermaprotoplasma diese gleichmässige Verteilung desselben auf die Blastomeren eine notwendige Annahme ist.

In einer soeben erschienenen Arbeit hat nun aber Meves den äusserst wichtigen Nachweis führen können, dass das Mittelstück des Seeigelspermatozoons bei der ersten Teilung nicht gleichmässig auf die beiden ersten Blastomeren verteilt wird, sondern nur in eine der beiden Furchungszellen zu liegen kommt. Ja, es scheint fast, als ob es auch bei der nächsten Teilung nicht gleichmässig verteilt würde. Doch stehen hierüber die endgültigen Untersuchungen noch aus. Auf jeden Fall aber sind diese Be-

obachtungen von Meves, der als Anhänger der Lehre, dass die Plastochondrien erbliche Eigenschaften übertragen, gerade die gleichmässige Verteilung des Spermaplasma auf die Blastomeren nachweisen wollte, höchst bemerkenswert. Sie zeigen mit absoluter Sicherheit, dass das Spermaplasma nicht als Idioplasma anzusprechen ist, dass allein der Spermakern die väterlichen Eigenschaften überträgt, die in den zahlreichen, beim Seeigel angestellten Bastardierungsversuchen zutage treten. Somit sind die Untersuchungen von Meves ein neuer, wichtiger Beweis für die Richtigkeit der von O. Hertwig und Strasburger aufgestellten Theorie: „Die Kernsubstanzen sind allein die Träger des Idioplasma".

Literaturverzeichnis.

Baltzer, F.: Über die Beziehung zwischen dem Chromatin und der Entwicklung und Vererbungsrichtung bei Echinodermenbastarden. Arch. f. Zellforsch., Bd. V, 1910.

Bataillon, E.: Le problème de la fécondation circonscrit par l'imprégnation sans amphimixie et la parthénogénèse traumatique. Arch. de Zool. Exp., Tome 6, Nr. 2, 1910.

Baur, E.: Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Berlin, Borntträger, 1911.

Born, G.: Biologische Untersuchungen. II. Weitere Beiträge zur Bastardierung zwischen den einheimischen Anuren. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 27, 1886.

Boveri, Th.: Über partielle Befruchtung. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morph. u. Phys., München, Bd. IV, H. 2, 1888.

Derselbe: Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkernes. Jena 1904.

Brachet, A.: Études sur les localisations germinales et leur potentialité réelle dans l'oeuf parthénogénétique de Rana fusca. Arch. de Biol., T. 26, 1911.

Godlewski, E., jun.: Plasma und Kernsubstanz in der normalen und der durch äussere Faktoren veränderten Entwicklung der Echiniden. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 26, 1908.

Derselbe: Das Vererbungsproblem im Lichte der Entwicklungsmechanik betrachtet. Leipzig 1909.

Derselbe: Studien über die Entwicklungserregung. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. XXXIII, 1911.

Heidenhain, M.: Plasma und Zelle. I. Jena 1907.

Herbst, C.: Vererbungsstudien. IV. und VI. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 22, 1906 und Bd. 27, 1909.

Hertwig, G.: Radiumbestrahlung unbefruchteter Froscheier und ihre Entwicklung nach Befruchtung mit normalem Samen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 77, Abt. II, 1911.

Hertwig, O.: Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. Jenaische Zeitschr., 1884.

Derselbe: Allgemeine Biologie. IV. Auflage, Jena 1912.

Derselbe: Der Kampf um Kernfragen der Entwicklungs- und Vererbungslehre. Jena. G. Fischer, 1909.

Derselbe: Die Radiumstrahlung in ihrer Wirkung auf die Entwicklung tierischer Eier. Mitteilung vom 15. Juli 1909. Sitzungsber. d. Königl. Preuss. Akad. d. Wiss., XI, 1910.

Derselbe: Neue Untersuchungen über die Wirkung der Radiumstrahlung auf die Entwicklung tierischer Eier. Mitteilung vom 28. Juli 1910. Sitzungsber. d. Königl. Preuss. Akad. d. Wiss., XXXIX, 1910.

Derselbe: Die Radiumkrankheit tierischer Keimzellen. Bonn, Fr. Cohen, 1911.

Derselbe: Mesothoriumversuche an tierischen Keimzellen, ein experimenteller Beweis für die Idioplasmanatur der Kernsubstanzen. Mitteilung vom 6. Juli 1911. Sitzungsber. d. Königl. Preuss. Akad. d. Wiss., XL, 1911.

Hertwig, O. und R.: Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien. Jena 1887.

Hertwig, Paula: Durch Radiumbestrahlung hervorgerufene Veränderungen in den Kernteilungsfiguren der Eier von Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 77, Abt. II, 1911.

Kostanecki, K.: Über parthenogenetische Entwicklung der Eier von Mactra mit vorausgegangener oder unterbliebener Ausstossung der Richtungskörper. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 78, Abt. II, 1911.

Kupelwieser: Entwicklungserregung bei Seeigeleiern durch Molluskensperma. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 27, 1909.

Lang, A.: Über die Bastarde von Helix hortensis Müller und Helix nemoralis L. Jena 1908.

Loeb, J.: Über die Natur der Bastardlarve zwischen dem Echinodermenei (Strongylocentrotus franciscanus) und Molluskensamen (Chlorostoma funebrale). Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 26, 1908.

Meves, F.: Zum Verhalten des sogenannten Mittelstückes des Echinidenspermiums bei der Befruchtung. Anat. Anz., Bd. 40, 1911.

Derselbe: Weitere Beobachtungen über das Verhalten des Echinidenspermiums bei der Befruchtung. Anat. Anz., Bd. 40, 1912.

Pflüger, E.: Die Bastardzeugung bei den Batrachiern. Pflügers Arch. f. d. ges. Phys., Bd. XXIX, 1882.

Poll, H.: Mischlingsstudien III: System und Kreuzung. Sitzungsber. d. Gesellsch. naturf. Freunde, Nr. 6, 1908.

Derselbe: Mischlingsstudien V: Vorsamenbildung bei Mischlingen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 77, Abt. II, 1911.

Strasburger, E.: Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. 45, 1908.
Derselbe: Meine Stellungnahme zur Frage der Pfropfbastarde. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., 27, 1909.
Teichmann, E.: Über Furchung befruchteter Seeigeleier ohne Beteiligung des Spermakernes. Jenaische Zeitschr., Bd. 37, 1902.
Winkler: Solanum tubigense, ein echter Pfropfbastard zwischen Tomate und Nachtschatten. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., 26a, 1908.
Derselbe: Über Propfbastarde. Gesellschaft deutscher Naturf. und Ärzte. Verhandl. 1911.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel X—XII.

Sämtliche Figuren sind bei Zeiss' Homog. Immersion $^1/_{12}$, Tubuslänge 160, Okular 4, nur Fig. 39 mit Okular 2 in der Höhe des Objekttisches gezeichnet. Soweit nicht anders bemerkt, sind die Figuren in Originalgrösse reproduziert. Alle Figuren stellen Schnittbilder durch Seeigeleier auf verschiedenen Entwicklungsstufen dar, die sämtlich mit Samen befruchtet sind, der intensiv mit Radium bestrahlt wurde.

Allgemein gültige Bezeichnungen:

Mes = Mesothoriumpräparat: 55 mg reines Radiumbromid.
Rad. I, II, III = Radiumpräparat 7,4 mg, 5,3 mg, 2 mg reines Radiumbromid.

Tafel X.

Die Fig. 1—10, 13—15 stammen von Eiern, die mit Samen befruchtet sind, der 12 Stunden mit Mes. bestrahlt wurde.
Die Eier, Fig. 11 und 12, wurden mit Samen befruchtet, der 15 Stunden mit Mes. bestrahlt wurde.
Fig. 1—10. 55 Minuten nach Befruchtung.
Fig. 11 und 12. $1^1/_2$ Stunde nach Befruchtung.
Fig. 13—15. $1^1/_2$ Stunde nach Befruchtung.
Fig. 9—15 auf $^2/_3$ verkleinert.

Tafel XI und XII.

Die Fig. 16—30, 33, 35, 37—40 stammen von Eiern, die mit Samen befruchtet wurden, der 16 Stunden mit Rad. I bestrahlt wurde.
Die Fig. 31, 32, 34, 36 stellen Eier dar, die mit Samen befruchtet wurden, der 16 Stunden mit Rad. II und III bestrahlt wurde.

Tafel XI.

Fig. 16. $^1/_2$ Stunde nach Befruchtung.
Fig. 17—20. $^3/_4$ Stunde nach Befruchtung.
Fig. 21. 1 Stunde nach Befruchtung.
Fig. 22 und 23. $1^1/_4$ Stunde nach Befruchtung.
Fig. 24. $1^1/_2$ Stunde nach Befruchtung.

Fig. 25. 2 Stunden nach Befruchtung.
Fig. 26—29. 4 1/4 Stunden nach Befruchtung.
Fig. 30. 3 3/4 Stunden nach Befruchtung.
Fig. 31. 4 1/2 Stunden nach Befruchtung.
Fig. 32. 3 3/4 Stunden nach Befruchtung.
Fig. 33. 4 1/4 Stunden nach Befruchtung.
Fig. 34. 4 1/2 Stunden nach Befruchtung.

Tafel XII.

Fig. 35. 3 3/4 Stunden nach Befruchtung.
Fig. 36. 4 1/2 Stunden nach Befruchtung.
Fig. 37 und 38. 3 3/4 Stunden nach Befruchtung.
Fig. 39. 8 3/4 Stunden nach Befruchtung.
Fig. 40. 4 1/4 Stunden nach Befruchtung. Auf 2/3 verkleinert.

Lebenslauf.

Ich, Günther Hertwig, evangelischer Konfession, wurde als Sohn des Universitätsprofessors Oscar Hertwig und seiner Ehefrau Marie, geb. Gesenius, am 10. März 1888 zu Jena geboren. Die wissenschaftliche Vorbildung erhielt ich auf dem Königl. Joachimsthalschen Gymnasium zu Berlin, das ich Ostern 1906 mit dem Zeugnis der Reife verliess. Ich studierte darauf an den Universitäten Freiburg i. Br., München, Berlin Medizin, bestand am 18. Juli 1908 die ärztliche Vorprüfung und am 15. Juni 1911 zu Berlin das medizinische Staatsexamen. Das praktische Jahr leistete ich teils am anatomisch-biologischen Institut der Berliner Universität, teils an der inneren und der chirurgischen Poliklinik der Charité zu Berlin ab.

Während meiner Studienzeit besuchte ich die Vorlesungen und Kurse der folgenden Herren:

v. Angerer, Amann, Axhausen, Beitzke, Bier, Bumm, Döderlein, Engelmann †, E. Fischer, Flügge, Fränkel †, Goldscheider, Heffter, Hertwig, Heubner, Hildebrand, His, Jolly, Keibel, Kiliani, v. Kries, Kraus, R. Krause, Lesser, Michel, Fr. Müller, Nernst, Orth, Passow, Pels-Leusden, Poll, Roessle, Rubens, Schmoller, Strassmann, Wagner, Waldeyer, Weismann, Ziehen.

Allen diesen meinen hochverehrten Lehrern spreche ich meinen ergebensten Dank aus.

1/-